LA SPERMIOGÉNÈSE

DANS L'ÉCUREUIL

PAR

J. VAN MOLLÉ,

ÉLÈVE EN DOCTORAT DE ZOOLOGIE.

(Extrait de la Revue « La Cellule », *t. XXIII,* 1er *fascicule.)*

(Mémoire déposé le 18 novembre 1905.)

LIERRE

Typ. de JOSEPH VAN IN & Cie,

Grand'place, 38.

LOUVAIN

A. UYSTPRUYST, Libraire,

rue de la Monnaie.

HOMMAGE DE L'AUTEUR

LA SPERMIOGÉNÈSE

DANS L'ÉCUREUIL

PAR

J. VAN MOLLÉ,

ÉLÈVE EN DOCTORAT DE ZOOLOGIE.

(Extrait de la Revue « La Cellule », *t. XXIII,* 1er *fascicule.)*

(Mémoire déposé le 18 novembre 1905.)

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/laspermiogenese0002jvan

La Spermiogénèse dans l'Écureuil

INTRODUCTION.

Conditions de travail.

a) *Matériel.*

Avant de nous fixer pour l'étude de la spermiogénèse dans les mammifères, nous avons examiné attentivement les testicules de taureau, de chien, de lapin, de rat, de souris, de taupe, de cobaye, de hérisson et d'écureuil. Le hérisson nous a paru le plus beau au point de vue des éléments histologiques jusqu'au moment où nous avons eu sous les yeux des préparations d'écureuil, que nous préférons à cause des dimensions remarquables de la spermatide et de ses produits.

b) *Fixation.*

Notre matériel a été fixé aux liqueurs de Herman, de Bouin, de Carnoy et de Gilson. Les plus belles fixations nous ont été fournies par la liqueur de Bouin.

c) *Préparation et coloration.*

Les coupes d'une épaisseur de 7,5 μ ont été collées à l'albumine de Meyer, et étalées à l'eau distillée. Elles ont été colorées à la triple coloration : safranine-violet de gentiane-orange G, et principalement à l'hématoxyline de Heidenhain, avec une teinte de rouge Congo pour le protoplasme.

d) *Observation.*

Nous avons observé à la lumière du condensateur à immersion de Beck, avec l'aide du semi-apochromatique et surtout de l'apochromatique de Koristka.

Qu'il nous soit permis, au début de ce travail, d'exprimer toute la reconnaissance que nous devons à M. le Professeur Janssens. C'est lui qui a été notre initiateur. C'est son expérience, ce sont ses conseils qui nous ont guidé pas à pas dans cette difficile question. C'est grâce à lui, enfin, que nous avons pu mener cette étude à bonne fin.

Chapitre I.

ÉTAT DE LA QUESTION.

Nous n'avons pas l'intention de donner une littérature complète de la spermiogénèse, fût-ce même de celle des mammifères en particulier. Il a paru en 1902 une monographie de Fr. Meves (12), qui résume les acquisitions scientifiques dans ce domaine. Nous avons comparé les appréciations de cet auteur avec les originaux de tous les mémoires qu'il signale et relate pour la spermiogénèse des mammifères, et nous reconnaissons à ce travail une grande fidélité. Il dispensera tous ceux que la question n'intéresse pas de plus près de recourir à l'examen des études étendues.

Pour une littérature plus reculée, on peut en référer à une monographie semblable de Herman (21) et, avant lui, à un aperçu sur la littérature ancienne donné par Waldeyer en 1897.

Nous devons, en outre, signaler quelques publications qui ont vu le jour depuis lors :

Retzius : *Weitere Beiträge zur Kenntniss der Spermien des Menschen und einiger Säugetiere ;* Biolog. Unters., N. F., Bd 10.

Merlin : *On the spermatozoon of the rat;* Journal Quekett Micr. Club, serie II, v. 8.

Mosselman et Rubay : *Spermatogénèse du cheval;* Annales de Méd. vétér., 1903.

Wederhacke : *Zum Bau und zum Histogenese der menschlichen Samenzellen*; Anat. Anz., Bd XXVII, N. 12/13.

Vialleton : *La spermatogénèse chez les mammifères et l'homme;* Lyon médical, 1892.

Pour la structure du testicule et la sériation de ses divers éléments, nous renvoyons au travail de REGAUD (22).

Nous indiquerons brièvement où en est la question de l'origine et du sort de la spermie à la suite de tous ces travaux.

Dans un but de clarté, nous verrons successivement 1° les termes de la transformation : le spermatozoïde achevé et la spermatide; 2° l'évolution elle-même.

§ 1. Les termes de l'évolution.

A. Le spermatozoïde achevé.

Le spermatozoïde achevé se compose d'une tête sans structure visible. Au-dessus de la tête, on trouve un capuchon qui la couvre jusqu'à sa moitié et a parfois la forme d'un appareil de pénétration. Enfin, du côté opposé, il y a la partie appendiculaire, la queue. Celle-ci, parfois simple filament, accuse d'autres fois une structure compliquée. Cette complication réside dans la partie antérieure ou pièce intercalaire, trait d'union entre la queue et la tête, qui se compose d'un segment antérieur, le cou, à structure complexe, et d'un segment postérieur, la pièce intercalaire proprement dite, portant, en bas, le plateau ou anneau de JENSEN. Cette deuxième partie montre dans les cas favorables une structure spiralée.

B. La spermatide.

Le spermatozoïde dérive d'une cellule ordinaire, la spermatide, l'équivalent d'une tétraspore mâle. Cette cellule contient un noyau ordinaire, une sphère, des restes du fuseau, des centrosomes, un corps chromatoïde et du mitochondre.

§ 2. Les transformations.

Il s'agit dans la spermiogénèse de décrire l'évolution de la spermatide en spermatozoïde. Nous allons pour cela prendre en particulier chaque élément de la spermatide et voir ce qu'il devient dans le spermatozoïde.

A. Transformations de chacun des éléments.

1. *Le noyau.*

Il est à peine besoin de dire que, depuis l'étude de VON LENHOSSÉK (8) sur le spermatozoïde du rat, tous les auteurs sont d'accord pour admettre que le noyau de la spermatide se transforme en tête de spermatozoïde.

2. *La sphère et l'acrosome.*

D'après von Lenhossék (8), la sphère n'a aucun rapport avec les restes du fuseau. Pour d'autres, par contre, elle ne serait que le ramassement de ces restes. On l'appelle encore archoplasme, idioplasme, idiosome. Les auteurs admettent unanimement que la sphère donne naissance au capuchon céphalique. Dans ce capuchon, on trouve à un moment donné l'acrosome ou appareil de pénétration. D'après von Lenhossék, l'apparition de celui-ci serait assez soudaine. A l'encontre de cette assertion, Niessing (14), qui a étudié, outre le rat, la souris et le cobaye, dit que l'acrosome se forme par confluence d'un grand nombre de granules contenus chacun dans une petite vacuole. Il en résulte une grosse masse colorable logée contre le noyau dans une vacuole à l'intérieur du capuchon. Une origine analogue est admise par Meves (11), Benda (3), Moore (16). Pour Schoenfeld (15), l'acrosome provient du noyau. von Korff voit une vésicule, mais pas d'acrosome. D'après Meves (11), dans le cobaye, l'acrosome ne se met en contact avec le noyau qu'après sa formation. von Korff (6), dans le *Phalangista vulpina*, constate que le capuchon ne suit pas le noyau dans ses mouvements. Celui-ci est différemment coiffé par le capuchon aux divers stades de son développement. De plus, dans cet objet, le capuchon ne laisse pour toute trace dans le spermatozoïde qu'une surface un peu plus colorable sur la tête.

Une seconde partie de la sphère, qui n'a pas servi à la formation du capuchon, se sépare, va en liberté dans le protoplasme et s'y détruit.

3. *La queue.*

La queue est le second élément qui contribue beaucoup à donner au spermatozoïde son aspect particulier. Nous pourrions rappeler les théories avancées à propos de son origine par von Bardeleben (18-19), Niessing (13-14), Benda (1). Mais ces auteurs se sont finalement ralliés à la thèse de von Lenhossék (8), que plus personne ne met en doute aujourd'hui : la queue provient de l'élément centriolaire. Dans les détails de cette genèse, il y a pourtant des variantes. Von Lenhossék observe jusqu'au bout les centrioles sous forme de deux granules. Meves (11) constate qu'assez tôt *après la deuxième cinèse de maturation* un des deux centrioles, celui muni du filament, a la forme d'une équerre; l'ensemble se fixe à la membrane nucléaire. Graduellement, les deux centrioles se résolvent en une série de granules qui

s'agencent différemment pour aboutir à la formation du cou et de la pièce intercalaire du spermatozoïde. SCHOENFELD (15), dans le taureau, trouve aussi une équerre, mais il lui attribue une autre origine et lui donne une autre destinée. Enfin, VON KORFF (6) ne constate, comme VON LENHOSSÉK, que des centrioles en granule.

4. *Le mitochondre et le corps chromatoïde.*

Depuis BENDA (2), on admet que le mitochondre sert de matériel à la formation de la membrane spiralée signalée par VON BRUNN en 1884. MEVES croit plutôt que la spirale se dépose directement sur la pièce intercalaire, parce que, au moment de sa formation, il n'existe plus qu'elle : la manchette aussi (v. ci-dessous 5) a disparu. SCHOENFELD insinue que le filament spiralé pourrait provenir non du mitochondre, mais du corps bâtonoïde, qui est une formation centriolaire.

Le corps chromatoïde, d'après VON LENHOSSÉK (8), doit son origine au noyau. D'après MOORE (16), il proviendrait, au moins en partie, du protoplasme. Il sert aux enveloppes de la pièce intercalaire. MOORE le voit se résoudre en un groupe de corpuscules. Cet auteur, ainsi que HERMAN (5) et BENDA (1), semble parfois l'avoir confondu avec les centrioles.

5. *La manchette.*

Il apparaît à une certaine époque dans la partie inférieure du noyau de la spermatide une formation membraneuse, à laquelle les auteurs ont donné le nom de manchette.

Trois hypothèses ont surgi à propos de son origine :

1° VON LENHOSSÉK (8) et NIESSING (13) sont d'avis qu'elle ne provient pas d'un soulèvement de la membrane nucléaire; le premier de ces auteurs pense qu'elle serait une différentiation cytoplasmique.

2° SCHOENFELD (15) penche vers le soulèvement; il croit avoir observé à la manchette des contours doubles.

3° Enfin, MEVES (11) représente la manchette débutant par une frange de filaments qui naissent à l'équateur du noyau. Par soudure latérale, ces filaments constitueraient une membrane.

B. Aperçu général et division en périodes.

L'ensemble de toutes ces transformations particulières se poursuit en trois étapes, que MEVES a indiquées.

1° Durant la première période, depuis la fin de la deuxième division de maturation jusqu'à l'origine de la manchette, nous assistons a) à la formation du capuchon et de l'acrosome, b) à la soudure des centrioles munis du filament axil au noyau de la spermatide.

2° La deuxième période débute par l'apparition de la manchette et la séparation de la partie de la sphère qui n'a pas servi à la formation du capuchon. La spermie se fixe dans les prolongements des cellules de Sertoli ou cellules basales nourricières et commence à s'allonger. Pendant cet allongement s'observent les plus importantes transformations au noyau et aux centrioles.

3° La disparition de la manchette marque le commencement de la troisième période. La pièce intercalaire prend sa forme définitive et se munit d'un épaississement spiralé. Le spermatozoïde s'achève par la séparation de la plus grande partie du protoplasme. Il se retire des prolongements des cellules de Sertoli et gagne la lumière du tube séminifère. Nous sommes en présence du spermatozoïde achevé et libre, prêt à quitter la gonade.

Chapitre II.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Pour la compréhension plus facile de ce qui va suivre, nous prions le lecteur de vouloir bien examiner d'abord les planches et de lire les explications très détaillées qui se trouvent à la fin du travail. Il se rendra mieux compte de la sériation générale, en même temps qu'il pourra remarquer bon nombre de détails dont la description serait à la fois compliquée et fastidieuse au sein de l'exposé.

Dans le but aussi de donner des transformations une vue d'ensemble plus nette, nous avons intercalé dans le texte du § 1 des figures schématiques auxquelles nous renvoyons dans cet exposé de la synthèse des transformations. Dans le § 2 (p. 19), nous reprendrons l'étude détaillée de chacun des éléments de la spermie.

§ 1. Idée générale de l'évolution.

A. Division en périodes basée sur les mouvements de la sphère.

Nous avons vu dans l'exposé de l'état de la question que l'évolution de la spermatide en spermatozoïde se laisse très commodément partager en

trois périodes. Nous apportons à cette division, précisée par MEVES, quelques légères modifications, qui auront l'avantage de montrer qu'elle se base non sur l'apparition de formations particulières isolées, mais sur l'anatomie générale de la cellule, et nous dirions volontiers sur sa dynamique.

Durant la première période, nous sommes encore nettement en présence de spermatides, c'est-à-dire de cellules libres et arrondies. Durant les deux autres, la cellule est manifestement sous une influence extérieure.

Nous n'avons pas l'intention de nous arrêter à la dynamique de la spermie, mais nous ne pouvons nous empêcher d'appeler l'attention du lecteur sur l'impression que produit à ce point de vue son observation à ces différents stades. Au début de la deuxième période, alors que l'influence de la cellule de SERTOLI commence à se faire sentir sur la spermatide, il paraît y avoir dans celle-ci une double réaction à cette influence. D'une part, le capuchon, avec le noyau auquel il adhère, est entraîné ou se porte dans les prolongements des cellules basales nourricières, où il se fixe; d'autre part, la sphère et le protoplasme qui la contient sont repoussés ou s'éloignent vers la lumière du canal. De cette double tendance semble résulter l'étirement qui caractérise la deuxième période.

Au début de la troisième période, cet équilibre est renversé. La tête et le capuchon se retirent des cellules de SERTOLI, tandis que le protoplasme et ce qu'il contient de non adhérent à la tête se rapprochent de la membrane basale. De ce mouvement inverse résulte, en premier lieu, la séparation de la majeure partie du protoplasme, qui se ramasse en boule de plus en plus colorable et va se faire résorber près de la membrane basale [v. BROMAN (23)]; en second lieu, la libération du spermatozoïde achevé, qui, grâce à son mouvement de retrait, gagne la lumière du tube séminifère.

Tel est l'état dynamique qui permet d'établir une division en périodes distinctes dans toutes ces transformations. Nous constatons donc que la sphère joue un rôle important dans tous ces mouvements.

B. Nomenclature.

La nomenclature que nous présentons au lecteur réserve des noms semblables aux éléments anatomiques dont les *noyaux* sont comparables. Ce sont, en effet, les noyaux qui appellent tout d'abord l'attention de l'observateur. Nous avons conservé le nom de *spermatides* à toutes les tétraspores qui possèdent un noyau sensiblement sphérique, SCHÉM. **1**, **2**. Dès

que les noyaux commencent à s'allonger sous l'influence de l'étirement de toute la cellule, nous nous trouvons en présence des spermies. Ce nom, employé jusqu'ici pour désigner d'une façon générale tous les stades d'évolution de la spermatide en spermatozoïde, aura dans ce travail une signification plus restreinte et désignera les cellules, SCHÉM. **3**, **4**, **5**, qui, tout en n'ayant plus les caractères de la spermatide, ne possèdent cependant pas encore ceux du spermatozoïde. Cette dernière désignation s'appliquera à tous les éléments dont le noyau a perdu toute structure interne constatable, SCHÉM. **6**, **7**, et a acquis en même temps le contour extérieur de la tête du spermatozoïde achevé.

PREMIÈRE PÉRIODE. Cellules libres et arrondies.	*Spermatides.* Sphère indifférente.	Noyaux sphériques.
DEUXIÈME PÉRIODE. Cellules se rattachant à la membrane basale par les cellules de SERTOLI, et s'allongeant.	*Deutérospermatides.* La sphère entre en mouvement.	Noyaux sphériques.
	Protospermies. Le noyau s'allonge; la manchette est très apparente.	Noyaux allongés.
	Deutérospermies. Le noyau se modifie profondément.	Noyaux allongés.
TROISIÈME PÉRIODE. Les éléments s'allongent davantage et se libèrent.	*Prospermatozoïdes.* Diverses étapes avant la forme définitive.	Noyaux aplatis et recourbés sans structure interne visible.
	Spermatozoïdes achevés.	Noyaux aplatis et recourbés sans structure interne visible.

C. Idée générale des transformations.

Dans cet aperçu sommaire, qui servira de plan pour nous orienter lors de l'étude des éléments en particulier, nous partirons de la spermatide, nous montrerons successivement les principales modifications qui s'y effectuent, et enfin, nous indiquerons la constitution du spermatozoïde achevé.

1. *La spermatide.*

Quels sont les éléments que contient la jeune spermatide au sortir des cinèses de maturation? La spermatide type comprend dans son protoplasme, outre le noyau, une sphère, des restes du fuseau avec un corpuscule intercellulaire en forme d'anneau, une équerre qui représente le ou les centrioles, un corps chromatoïde, et enfin, quelques granulations chromatophiles, que nous rattachons à ce dernier plutôt que de les grouper en un élément nouveau, qui serait le mitochondre, FIG. **10**.

Ce sont là les éléments dont doit dériver le spermatozoïde.

2. *L'évolution.*

a) *Première période.*

Au sortir de la deuxième division de maturation, nous trouvons, après une reconstitution suffisante du noyau, FIG. **13**, que le corpuscule intermédiaire avec les restes du fuseau a disparu. La sphère, qui fut la dernière à rester en rapport avec l'anneau intercellulaire, est en contact avec le noyau. Près du point de contact sur le noyau, on aperçoit toujours l'équerre et le corps chromatoïde.

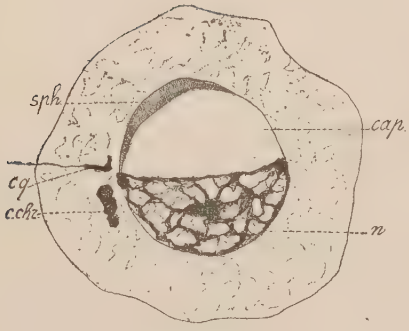
Les premières modifications de la spermatide s'observent à la sphère. Il se dépose entre elle et le noyau, SCHÉM. **1**, FIG. **14-17**, une substance hyaline qui adhère au noyau et le déprime. Plus tard, SCHÉM. **2**, FIG. **19** et suivantes, c'est le noyau qui, en reprenant sa forme arrondie, s'enfonce en partie dans cette substance et s'en fait comme une coiffe qui constituera le capuchon. Ce stade est atteint vers la fin de la première période.

b) *Deuxième période.*

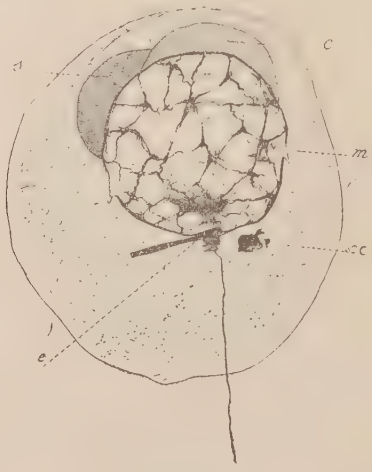
A. *Deutérospermatides.* Au début de la seconde période, dans la deutérospermatide, il apparaît, au milieu de la surface d'adhésion du capuchon au noyau, un centre plus colorable, SCHÉM. **3**, FIG. **24-27**, dont la netteté,

la colorabilité et les dimensions augmentent rapidement, FIG. **29-31** et **35-37**. C'est l'acrosome qui, dans la *protospermie*, envahira tout le capuchon, SCHÉM. **4** et FIG. **35-37**.

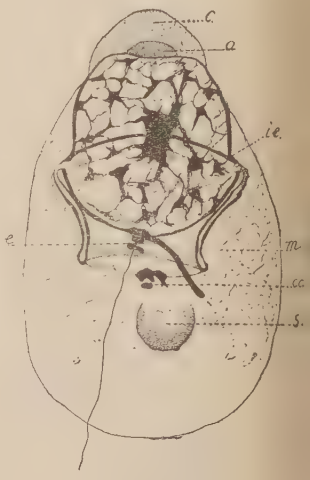
La nucléine, qui dans la spermatide tapissait la membrane nucléaire d'un réticulum très chromatique, SCHÉM. **1**, FIG. **9-13**, montre dans la *deutérospermatide* un ramassement central, SCHÉM. **2** et **3**, FIG. **18**. L'équerre glisse le long du noyau vers le pôle opposé à celui où s'est formé le capuchon. Le corps chromatoïde a accompagné l'équerre dans sa migration et se tient dans son voisinage.



SCHÉM. **1**.
Période I. Spermatide.



SCHÉM. **2**.
Période II. Deutérospermatide jeune.



SCHÉM. **3**.
Période II. Deutérospermatide. Fi

s. ou *sph.* = sphère. *c.* ou *cap.* = capuchon. *e.* ou *eq.* = équerre. *c. chr.* ou *c. c.* = corps chromatoïc
n. = noyau. *m.* = manchette. *a.* = acrosome. *l. e.* = ligne équatoriale.

A l'équateur du noyau de la deutérospermatide se manifeste une différentiation de la membrane nucléaire, SCHÉM. **2**, FIG. **19** et suivantes. Cette membrane y est très mince, transparente et non garnie de chromatine; souvent même, elle semble interrompue à ce niveau. Peu après, il s'y forme autour du noyau un bourrelet circulaire et hyalin, FIG. **20**, limité à sa partie supérieure par une ligne nettement apparente, que nous appelons *ligne équatoriale*, FIG. **21-24** et **29**. Ce bourrelet descendra le long de l'hémisphère inférieur, FIG. **21-23**, dépassera le pôle, SCHÉM. **3**, FIG. **25-27**, et en même temps deviendra plus visible : c'est l'ébauche de la manchette.

En ce moment, la sphère se détache du noyau et s'en va en liberté dans le protoplasme, SCHÉM. **3**, FIG. **25**, **26**, **28-31**. La deutérospermatide alors commence à s'allonger : elle passe au stade de *protospermie*.

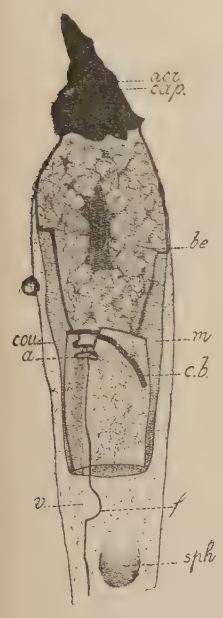
B. *Protospermies.* Le noyau du côté des cellules de SERTOLI tend à sortir du protoplasme et se fixe par son capuchon dans les prolongements de ces cellules. La sphère en globule ouvert du côté du noyau, SCHÉM. **3-6**, se retire le plus loin possible de lui, SCHÉM. **6**, FIG. **31** et **34**, et la cellule s'étire, SCHÉM. **4**, FIG. **32** et suivantes.

C. *Deutérospermies.* Pendant le restant de cette période, nous assistons aux modifications suivantes.

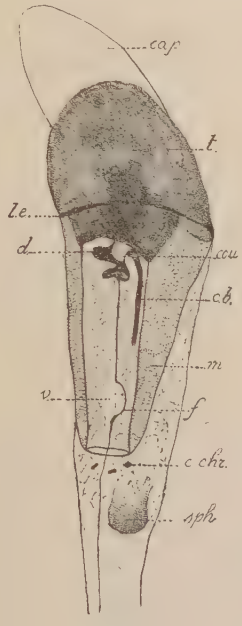
1. Dans le *noyau* : a) la chromatine se prend progressivement en une masse centrale, SCHÉM. **4** et **5**, FIG. **22-35**, de moins en moins colorable, SCHÉM. **5**, FIG. **36-40**, à mesure que le reste du noyau acquiert une coloration diffuse croissante, SCHÉM. **5**, FIG. **36** et suivantes. Le résultat de ces deux processus *inverses* est une coloration uniforme du noyau, SCHÉM. **6**, FIG. **41** et suivantes. Nous avons appelé *deutérospermie* la cellule où se fait ce changement caractéristique.

b) Le noyau s'aplatit, FIG. **35** et suivantes.

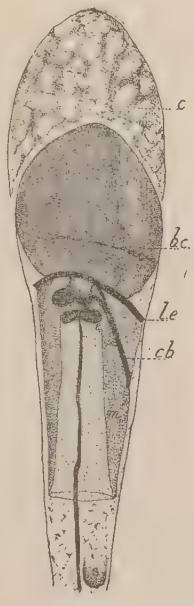
c) Sa calotte inférieure (sous la ligne équatoriale) s'enfonce lentement dans l'hémisphère supérieur, SCHÉM. **5**, FIG. **36-41**.



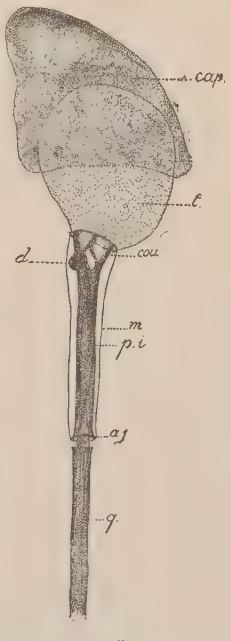
SCHÉM. **4**.



SCHÉM. **5**.



SCHÉM. **6**.



SCHÉM. **7**.

Pér. II. Protospermie. Pér. II. Deutérospermie. Pér. II. Prospermatozoïde. Pér. III. Spermatozoïde.

acr. = acrosome. *c.* ou *cap.* = capuchon. *l. e.* = ligne équatoriale. *m.* = manchette. *a.* = anneau. *c. b.* = corps bâtonoïde. *v.* = vésicule hyaline. *f.* = filament axil. *sph.* = sphère. *t.* = tête. *d.* = diverticule du cou. *c. chr.* = corps chromatoïde. *b. c.* = bas du capuchon. *p. c.* = pièce intercalaire. *q.* = queue.

2. L'*acrosome* disparaît dans la deutérospermie, SCHÉM. **5**, FIG. **37** et suivantes. Le capuchon transparent, FIG. **38** et suivantes, reprendra dans le prospermatozoïde une structure vacuolaire colorable, SCHÉM. **6** et **7**, FIG. **43**, **45** et **47**.

3. La *manchette* paraît franchement tant dans la prospermie que dans la deutérospermie, SCHÉM. **4** et **5**. Dans le prospermatozoïde, SCHÉM. **6**, *ses deux insertions* s'observeront l'*une* à la partie inférieure du noyau actuel, qui est l'équateur primitif, l'*autre* à l'anneau de la pièce intercalaire, SCHÉM. **6**.

4. L'*équerre* a évolué en pièce intercalaire, SCHÉM. **3-7**, FIG. **31** et suivantes.

c) *Troisième période.*

Prospermatozoïde. Au début de la troisième période, le noyau de l'élément séminal a l'aspect d'une tête de spermatozoïde. Les changements d'équilibre dans la cellule, qui marquent le début de cette troisième période, effectueront en grande partie les modifications que le prospermatozoïde doit encore subir pour devenir le spermatozoïde achevé. La tension longitudinale de la cellule se relâche : le *protoplasme* et ce qu'il contient de non adhérent au noyau se ramasse le long de la queue vers la tête du spermatozoïde. Celle-ci se dégage des cellules de SERTOLI. En même temps, *la pièce intercalaire* s'allonge, SCHÉM. **7**, FIG. **48** et suivantes, la *spirale* s'organise aux dépens du corps bâtonoïde, la *manchette* se défait en membrane simple, SCHÉM. **7**, FIG. **48** et suivantes. Plus tard, toute la *pièce intercalaire* se reserre, FIG. **52-54**, SCHÉM. **7**, et le *protoplasme* se sépare du spermatozoïde, qui se porte dans la lumière du tube séminifère, FIG. **55-57**.

3. *Le spermatozoïde.*

Dès ce moment, nous avons affaire à un *spermatozoïde achevé*. Il se compose 1° d'une *tête* aplatie et incurvée surmontée d'un *capuchon* assez irrégulier; 2° d'un *cou* bien distinct; 3° d'une *queue* d'aspect homogène, dont la partie antérieure est en réalité la *pièce intercalaire* jusqu'à l'anneau de JENSEN et comprend la *spirale* et la *manchette*.

§ 2. Étude détaillée des transformations de chaque élément en particulier.

Après cette revue générale qui servira à nous orienter, nous pouvons entamer l'examen détaillé de l'évolution des différents éléments de la cellule qui nous occupe. Nous examinerons successivement le noyau, la sphère et le corps chromatoïde, le capuchon, le centriole, et enfin la manchette.

A. Le noyau.

Dans cette étude du noyau, nous passons, pour y revenir à un moment plus opportun (voir C de ce paragraphe), la part qu'il prend à la formation du capuchon et les modifications de forme qu'il subit de ce chef. Nous aurons également l'occasion de reprendre les transformations que subit sa membrane lors de l'origine et du développement de la manchette (voir E de ce paragraphe).

1. *Évolution.*

a) *Première période.*

Reprenons la spermatide à sa sortie de la deuxième cinèse de maturation. La chromatine de la nouvelle spermatide, FIG. 9, est ramassée en une petite sphère intensément colorable. Cette sphère est creuse et, en se vacuolisant (1), FIG. 10 et 11, donne lieu à un réseau chromatique disposé à la face interne de la membrane nucléaire en formation, FIG. 12 et 13. Après une reconstitution suffisante du noyau, le capuchon commence à s'organiser (voir C). Dès qu'il est formé, nous trouvons le noyau entouré à moitié du capuchon et celui-ci coiffé de la sphère, FIG. 18. Une fois cette formation achevée, nous observons les premiers mouvements du noyau et de la sphère. C'est le début de la deuxième période. Nous sommes alors en présence de deutérospermatides.

b) *Deuxième période.*

A. *Deutérospermatide.* Dès le début de ce stade, la manchette commence à se former. On aperçoit à l'équateur du noyau les premiers indices

(1) Voir GRÉGOIRE et WYGAERTS (24).

d'une différentiation, dont nous traiterons sous **E** de ce paragraphe. L'équerre s'attache au pôle inférieur du noyau. Enfin, dans celui-ci même, la chromatine s'est déjà en partie ramassée en un grumeau central, FIG. **19** et suivantes, rattaché au réseau périphérique par des filaments réticulés. Dans le capuchon est apparu un acrosome très colorable, FIG. **29**. Au moment où la manchette a acquis un développement considérable, la sphère, séparée du noyau, commence à provoquer l'étirement de la deutérospermatide de manière à la faire passer au stade de spermie. Durant ce stade, le noyau subit ses plus profondes modifications.

B. *Protospermie.* Dans la protospermie, la membrane nucléaire de nouvelle formation comprise entre les deux attaches circulaires du bourrelet de la manchette est nécessairement encore d'une consistance faible. Cette bande, de préférence aux autres parties de la membrane nucléaire, cède à l'étirement, SCHÉM. **4**, entre *l. e.* et *m*; l'allongement qui en résulte caractérise la protospermie, FIG. **32-35**.

C. *Deutérospermie.* Au stade de deutérospermie, le noyau réagit contre l'étirement tout en s'aplatissant dans le plan passant par la queue et le corps bâtonoïde. Il arrondit ses contours, FIG. **36** et suivantes. L'hémisphère inférieur perd en colorabilité et rentre dans l'hémisphère supérieur. Il se forme ainsi sous la ligne équatoriale une sorte de gouttière, FIG. **37**, **38** et **41**. L'hémisphère supérieur constituera dans la suite toute la surface externe de la tête du spermatozoïde. Il résulte de ces mouvements que le noyau allongé du stade protospermie a été diminué de moitié en longueur et est ramené à peu près aux proportions qu'il avait dans la deutérospermatide, sauf qu'il a subi un aplatissement. De plus, les deux insertions de la manchette, la ligne équatoriale et le pôle inférieur du noyau, sont ramenées sensiblement au même niveau, celui du cou, FIG. **41** à **43**. Enfin, le noyau se rétrécit à son pôle inférieur, l'ouverture équatoriale devenue la partie la plus inférieure du noyau se contracte graduellement jusqu'à ne plus laisser passer que le cou du spermatozoïde, FIG. **43**. Le noyau a pris la forme définitive de tête de spermatozoïde; nous avons en ce moment un prospermatozoïde.

Dans la troisième période, cette tête n'éprouve plus que des modifications de courbure.

2. *Observations.*

a) *La ligne équatoriale.*

Lors du rétrécissement du noyau dont nous venons de parler et qu'on observe au niveau de la ligne équatoriale, le cercle équatorial lui-même ne participe pas à ce mouvement général de retrait. Il garde donc ses dimensions. Le noyau s'en détache, mais reste cependant en relation avec lui par une expansion membraneuse qui le convertit en un anneau aplati. Au bord extérieur de cet anneau s'attache le feuillet externe de la manchette, FIG. **43** et **45** (voyez aussi, p. 31 et suivantes, E. *La manchette*).

b) *L'aspect du noyau.*

A. *Forme.* Le noyau bosselé et irrégulièrement allongé de la protospermie est devenu dans la deutérospermie d'un contour plus régulier et arrondi, en même temps qu'il s'est aplati. C'est le premier grand changement dont l'achèvement détermine le début du stade de prospermatozoïde.

B. *La nucléine.* Une seconde transformation contribue tout aussi puissamment à amener cet aspect. Elle a trait à l'état de la chromatine dans le noyau. Dans la deutérospermie, la chromatine ne se montre plus que sous la forme d'un bloc central, FIG. **36** et suivantes, assez irrégulier, s'enfonçant plus haut dans la tête avec la calotte inférieure et restant à une distance fixe du cou, indiquée par une ligne parallèle au bord supérieur de celui-ci, FIG. **37-40**. La substance du noyau, dans laquelle plonge la nucléine, prend une coloration diffuse, FIG. **37** et suivantes, le grumeau central nucléinien, par contre, devient moins colorable, jusqu'à ce que cette modification dans la colorabilité ait produit dans les spermies une coloration uniforme qui ne permette plus de reconnaître aucune structure, FIG. **41** et suivantes. Pendant le stade de prospermatozoïde, la colorabilité de la tête diminuera de nouveau, FIG. **47** et suivantes, sans cependant laisser apparaître une structure quelconque. Que devient donc en ce moment l'élément nucléinien? Son mode de disparition semble indiquer qu'il est seulement rendu invisible dans la substance qui l'entoure et qui possède des propriétés chromatophiles analogues. Il faudrait, pour élucider cette question, pouvoir étudier la reconstitution de la tête du spermatozoïde en noyau normal dans l'œuf après la fécondation.

C. *Asymétrie.* Il y a dans toute cette évolution du noyau encore une particularité intéressante à noter. Nous y remarquons, dès l'attache de l'équerre, une singulière asymétrie. L'axe, reliant le centre du capuchon au centriole, ne passe pas par le centre du noyau et ne le partage pas en deux parties symétriques, FIG. **31** et suivantes. L'hémisphère latéral du noyau, adjacent au corps batonoïde, est plus grand que l'autre et, au moment de l'étirement dans la protospermie, le noyau surplombe de ce côté le corps bâtonoïde. Outre cette première asymétrie, il en apparaît une seconde dans le spermatozoïde; elle consiste dans la double courbure du noyau, FIG. **52** et suivantes : les deux angles inférieurs de la tête sont relevés, par contre, le sommet de la tête est abaissé, FIG. **53** et **57**. Le centriole est attaché un peu du côté concave de la tête aplatie, du côté ventral, comme le dit MEVES (11). Il suit de ces particularités de forme qu'on ne saurait faire passer aucun plan de symétrie par la tête du spermatozoïde. Si l'on veut le couper par un plan qui a la direction de la plus grande surface, on est arrêté par les courbures de la tête et par la situation du centriole un peu du côté concave. Si, par contre, on prend le plan perpendiculaire, on aura de part et d'autre des hémisphères de courbure et de dimensions différentes; de plus, au cou, il y aura d'un côté le corps bâtonoïde, et de l'autre le diverticule (voyez **D.** *Le centriole*, p. 27).

B. La sphère et le corps chromatoïde.

1. *La sphère.*

Nous observons la sphère durant toute l'évolution des éléments sexuels. Déjà dans les spermatocytes, et même dans les spermatogonies, mais là avec une délimitation plus diffuse, on distingue près du noyau une partie de protoplasme plus condensé et nettement circonscrit, FIG. **1-4**. Dans les cas plus favorables, on lui reconnaît une structure finement fibrillaire, très serrée, assez homogène et différente de celle du protoplasme.

Lors des cinèses, cette sphère se divise, reste la dernière en communication avec les restes du fuseau, FIG. **7-12**, et finalement, pendant que l'anneau intercellulaire faisant fonction de corpuscule intermédiaire disparaît, la sphère prend place contre le noyau, FIG. **12** et **13**. Nous verrons la part qu'elle prend à la formation du capuchon (voyez **C**, p. 24). Au moment de l'achèvement de celui-ci, elle est étalée au-dessus de lui. C'est alors que débute la deuxième période. Nous avons vu (chap. II, § 1, **A**) quelle influence

la sphère semble exercer sur l'état dynamique de la cellule pendant la deuxième et la troisième période. Dans la deutérospermatide, la sphère se sépare d'abord du capuchon, glisse le long du noyau, FIG. 19 et suivantes, s'en détache au pôle inférieur et s'en éloigne en liberté dans le protoplasme. Dans les proto- et deutérospermies, nous la retrouvons le plus loin possible du noyau, jusque dans les cellules effilées, dont la queue n'est munie que d'une étroite gaîne de protoplasme, arrondie un peu au bout pour la contenir. Ce n'est pas un globe fermé. Du côté de la tête, elle est toujours en communication libre avec le protoplasme, FIG. 28-31, et se confond graduellement avec lui. Du côté opposé, elle possède une membrane, parfois très chromatique et garnie de granulations. Lorsque le protoplasme se rapproche de nouveau de la tête en se ramassant le long de la queue, la sphère est perdue de vue dans les granulations sidérophiles, qui augmentent alors en nombre à l'intérieur du protoplasme, en même temps qu'en volume et en intensité de colorabilité.

Nous avons dit (chap. II, § 1, A) quel rôle important la sphère nous semble jouer dans ces phénomènes. Elle participe ensuite à la régression générale du protoplasme et se sépare de la tête avec lui, FIG. 52.

La sphère est donc un organe qui ne reste pas définitivement acquis pour le futur spermatozoïde; son rôle n'est que transitoire.

2. *Le corps chromatoïde.*

Le corps chromatoïde est un second organe non persistant de la cellule sexuelle mâle. Déjà dans les auxocytes nous trouvons un certain nombre de granulations au sein du protoplasme, FIG. 2 et 4; quelques-unes sont même déjà de véritables globules; mais nous ne pouvons pourtant les grouper encore ni les définir comme un organe unique. Ce n'est que dans les spermatocytes de deuxième ordre, que nous rencontrons assez constamment une masse chromophile plus considérable et arrondie, FIG. 7. Enfin, dans la spermatide, cette masse est très importante, allongée et contournée, FIG. 10, 13*a* et *b* et suivantes. Près d'elle, nous trouvons encore d'autres granulations de grandeurs diverses, que nous croyons pouvoir adjoindre au corps chromatoïde plutôt que de les grouper en un élément nouveau qui correspondrait au mitochondre de BENDA et de MEVES, FIG. 9, 11 et 12. Cet ensemble avec l'équerre se place près du noyau sur le bord de la sphère, puis sur le bord du capuchon à mesure qu'il se forme, FIG. 13-17. Il gagne

le pôle inférieur du noyau en même temps que l'équerre, FIG. **18**. Dès l'apparition de la manchette, le corps chromatoïde se retrouve constamment près de son bord inférieur, FIG. **23**, **25-27** et suivantes, et s'éloigne du noyau à mesure qu'elle en dépasse le pôle inférieur. En même temps, la masse se fractionne en granules, FIG. **34**, **41** et **47**, qui prennent parfois une position très symétrique sur le bord de la machette. Plus tard, ces granules se rapprochent davantage de la sphère. Enfin, elles se perdent avec celle-ci dans les granulations de la régression protoplasmique. La signification du corps chromatoïde nous paraît assez problématique. Sa proximité de la manchette lors de la formation de cette dernière semble indiquer qu'il participe à sa différentiation.

C. Le capuchon céphalique.

1. *Histoire.*

a) *Débuts du capuchon.*

L'origine du capuchon nous ramène à la jeune spermatide dont le noyau est à peine reconstitué. L'évolution de cet organe nous permettra de compléter ce que nous avons dit de la sphère et du noyau.

Dans la jeune spermatide, lorsque la sphère est venue en contact avec le noyau, on aperçoit à un moment donné qu'il s'y dépose à l'endroit de ce contact une substance hyaline qui prend la forme d'une vacuole, FIG. **14**. La sphère, à mesure que cette vacuole s'agrandit, l'entoure en demi-lune, dont les cornes arrivent jusque près du noyau. Bientôt même ce mince contact, qui persistait entre la sphère et le noyau, se brise d'un côté, FIG. **16** et **17**. La vacuole hyaline en se formant adhère au noyau. D'abord sphérique et enfonçant la membrane nucléaire, FIG. **14**, elle s'adapte graduellement au noyau, le déprime et lui donne de ce côté une surface aplatie. Au plus grand développement de ce stade, SCHÉM. **1**, FIG. **16** et **17**, nous trouvons dans le protoplasme de la spermatide un corps sphérique nettement composé de deux hémisphères distincts; celui muni d'un réseau chromatique est le noyau; l'autre hyalin est le capuchon. Au-dessus de lui s'étale la sphère. Lorsque le noyau reprendra la forme sphérique, les adhérences qu'il a contractées avec le capuchon se conservent; par suite, il s'enfonce en lui comme dans une coiffe. Le capuchon est étalé sur le noyau, FIG. **21**, comme la sphère l'est sur lui.

b) *Modifications. — L'acrosome.*

Peu après, la sphère se sépare du capuchon d'abord, FIG. **19** et **21-23**, et du noyau ensuite, FIG. **24-26**. Le capuchon hyalin, lors de sa formation, prend bientôt une coloration diffuse, FIG. **19**, parfois percée de quelques vacuoles. En même temps, on aperçoit au centre de sa surface d'adhésion avec le noyau une coloration plus foncée assez nettement circonscrite, FIG. **24**. C'est l'acrosome. Il gagne rapidement en étendue, FIG. **25-27**, et en intensité de coloration. Au bout de peu de temps, il envahit tout le capuchon, qui devient ainsi une masse d'un noir intense, FIG. **29-31**. Lors de sa réapparition plus complète, après un court laps de temps d effacement, il subit l'allongement dans la protospermie et prend l'aspect d'un organe irrégulièrement conique, FIG. **35** et **36**, posé sur le noyau. Dans la deutérospermie, le capuchon, comme le noyau, s'aplatit et régularise ses contours. De plus, il se troue progressivement et irrégulièrement, FIG. **37**, et devient à la fin de ce stade presque transparent sans cependant devenir hyalin. Dans le prospermatozoïde, le capuchon reprend de la colorabilité, mais est toujours troué de nombreuses petites vacuoles, incolores, FIG. **43**, **45** et **47**. Dans le spermatozoïde, ces vacuoles auront grandi et diminué en nombre. Finalement, il n'en reste que trois ou quatre percées diffusement dans la masse d'un capuchon de colorabilité homogène, FIG. **48** et suivantes. La coloration un peu plus intense qu'on observe au sommet du capuchon, dans les FIG. **55** et **56**, tient à ce qu'il est recourbé à cet endroit.

2. *Théorie du capuchon.*

A propos de cette évolution, trois questions se posent : quel est l'origine du capuchon? quel est son rôle? quel est son sort?

a) *Origine.*

On peut dire que les auteurs sont unanimes pour dire que le capuchon est une partie de la sphère. Il nous semble que cette proposition est trop catégorique. Le capuchon doit manifestement son origine à la sphère, mais nous ne lui trouvons rien qui nous permette de l'identifier avec elle. Ainsi la sphère a toujours une structure finement fibrillaire, que le capuchon ne présente jamais; elle prend les colorants protoplasmiques, alors que le capuchon, quand il est colorable, a de fortes préférences pour les colorants nucléaires. La sphère n'est jamais si intimement unie au noyau que le capu-

chon; elle n'influe jamais directement sur la forme du noyau et semble jouir d'une plus grande indépendance à son égard. Dès les premiers débuts du capuchon, celui-ci est nettement distinct de la sphère, qui conserve son aspect propre. Enfin, lors de la séparation de la sphère du noyau, celle-ci a un volume qui n'est pas moindre que celui qu'elle avait avant la formation du capuchon.

Nous croyons donc que la sphère, tout en ayant une part prépondérante dans la formation du capuchon, n'évolue pourtant pas elle-même en partie en capuchon. A cette formation concourt en même temps le noyau, au contact duquel se produit et se dépose la substance hyaline du futur capuchon.

b) *Rôle.*

Quel est le rôle du capuchon céphalique?

Les différentes modifications et altérations que nous lui avons trouvées doivent lui assigner un rôle nutritif. C'est lui qui sert d'intermédiaire entre la tête de la spermie et les cellules de Sertoli. Dès qu'il est formé, il commence à remplir ce rôle, qui est d'ailleurs également important, avons-nous vu, pour l'économie de l'étirement des spermies.

Que penser de l'acrosome?

Nous ne rencontrons cet élément que dans la première moitié de l'évolution du capuchon. Nous lui trouvons une origine se rapprochant assez bien de celle décrite par von Lenhossek (8). Quant aux aspects de Niessing (14), nous ne trouvons rien dans le capuchon qui y ressemble, si ce n'est dans les prospermatozoïdes. Seulement les vacuoles du capuchon ne contiennent aucun granule; elles confluent jusqu'à un certain point; mais en ce moment il n'y a plus de trace de ce qu'on pourrait appeler acrosome, à moins de l'identifier avec le capuchon. Il n'y a en tout cas pas lieu dans cet objet d'admettre pour l'acrosome une origine par confluence de vacuoles et de granules, semblable à celle décrite par Niessing (14) et, après lui, par Moore (16), Meves (11) et Benda (1).

c) *Sort.*

Le capuchon persiste jusque dans les stades les plus avancés dans le testicule. Nous avons vu des spermatozoïdes vivants retirés de la vésicule séminale de cobaye, et qui ont une forme très semblable à celle des spermatozoïdes d'écureuil; ils étaient munis de leur capuchon. Son rôle en ce

moment est-il encore nourricier? Et, cela étant, n'est-il que nourricier? Ou bien est-il en même temps un appareil de pénétration? Toujours est-il qu'il semble peu outillé pour cette dernière fonction. Son aspect flasque et parfois globuleux semble plutôt lui assigner un rôle de protection, FIG. **51**, **54** et **57**. Pour répondre à ces questions, encore une fois, il faudrait étudier la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf.

D. Le centriole.

1. *Origine et premiers développements.*

C'est du centrosome ou centriole que provient presque tout l'appareil appendiculaire du spermatozoïde, sauf l'enveloppe de la pièce intercalaire. Nous devons remonter bien haut dans l'histoire des éléments spermatiques pour retrouver les premières modifications du centriole, qui le préparent à devenir une queue de spermatozoïde. Dans les jeunes spermatocytes déjà, nous trouvons à la surface du noyau, près de la sphère, deux corpuscules très colorables. Dans les stades primitifs du synapsis, FIG. **1** (1), nous constatons que ces deux centrioles ont chacun la forme d'une équerre. Nous suivons ces deux équerres durant les différents stades des auxocytes, FIG. **2-4**. A la première cinèse de maturation, FIG. **5** et **6**, nous en trouvons une à chaque pôle du fuseau; elles occupent donc ici également la place du corpuscule central. Parfois elles sont déjà divisées, FIG. **6**, pour la cinèse suivante : on en voit déjà deux à un même pôle. Après le court état de repos du spermatocyte de deuxième ordre, FIG. **7**, où l'on trouve encore l'équerre, on en aperçoit de nouveau une à chaque pôle du deuxième fuseau, FIG. **8**. Il en échoit ainsi finalement une à chaque jeune spermatide, FIG. **9** et suivantes. C'est ici, dans la spermatide seulement, que MEVES (11) remarque la première fois l'équerre, qui proviendrait d'un des deux granules centriolaires. SCHOENFELD (15) n'observe d'équerre, ou de crosse, comme il l'appelle, qu'au moment de l'allongement de la pièce intercalaire; elle proviendrait de la rupture de l'anneau du cou (voir et comparer la fin de cette subdivision **D**). Enfin, WASSILIEF (19), dans la *Blatta germanica*, observe l'équerre déjà dans les auxocytes et même plus tôt. Seulement, à mesure que la cellule se divise, il n'observe plus que des bâtonnets, branches de l'équerre divisée, et enfin, dans les spermatides, les centrioles se réduisent à de simples granules. Comparez avec ceci le développement considérable de l'équerre que

(1) Voyez, pour la signification de ce stade, BERGHS (25), GRÉGOIRE (26) et JANSSENS (27).

nous observons avant le stade spermatide et surtout depuis que ce stade est atteint.

En dehors de ces objets qui se rapprochent plus spécialement de notre étude de spermiogénèse, le centriole en équerre a encore été signalé dans des ovules d'animaux; il se retrouve aussi dans certaines cellules somatiques; on l'a également observé dans les plantes. Je renvoie, pour la littérature de cet organe, au travail de HALKIN (20) sur le *Polystomum integerrimum*. L'auteur y décrit ses observations sur les centrioles en équerre, déjà avant l'expulsion du premier globule polaire, et donne à cette occasion un résumé complet et fidèle des observations faites avant lui dans ce sens (1).

De plus, dans la spermatide, alors que le noyau n'est pour ainsi dire qu'un tassement polaire, l'équerre apparaît pourvue à une de ses branches d'un mince filament, très petit au début, mais qui gagne rapidement en longueur et en épaisseur. C'est l'ébauche du filament axil de la queue du spermatozoïde. VON LENHOSSEK (8) et MEVES (11) l'ont signalé déjà à ce stade. Lorsque la sphère a repris contact avec le noyau, l'équerre reprend aussi la place qu'elle occupait déjà dans les auxocytes; elle se met dans le plan déterminé par la surface de contact de la sphère et du noyau, FIG. **13**, **16**, **17**. Dans la deutérospermatide, la branche libre de l'équerre a notablement grandi, le filament s'est beaucoup allongé et la branche de l'équerre qui le porte a un peu grossi. Elle glisse alors, FIG. **18**, le long du noyau vers le pôle opposé à l'endroit où s'est formé le capuchon. L'équerre, en se fixant là, détermine la position de deux pôles au noyau. Nous appelons pôle supérieur celui où s'est formé le capuchon, et pôle inférieur celui où s'est fixée l'équerre. Celle-ci, en se fixant, détermine également dans le noyau l'asymétrie que nous lui avons reconnue. Elle se fixe au noyau par la partie proximale de sa branche libre. L'angle de l'équerre déforme un peu le noyau en s'y enfonçant, FIG. **28** et **31**, de sorte qu'au début le filament n'est pas dans le prolongement en ligne droite qui relie le centre du capuchon au point d'attache de l'équerre.

On observe déjà dans la deutérospermatide les débuts de la différentiation de cette équerre. La branche libre devient très longue, FIG. **18**, **19**, **24** et suivantes, c'est le corps bâtonoïde signalé par SCHOENFELD. Cet auteur le fait toutefois dériver autrement du centriole, et il est en tout cas, pour

(1) Depuis que ce mémoire a été déposé, il a paru un travail de A. et K. E. SCHREINER (28), qui traite des centrioles dans les cellules sexuelles mâles du *Myxine glutinosa*. Les centrioles qu'ils observent sont en forme de bâtonnets et se multiplient par bourgeonnement.

lui, indépendant de l'équerre (voir le début de ce paragraphe). Le corps bâtonoïde est un peu plus épais à l'endroit où l'équerre s'attache au noyau, FIG. **27**. Cet épaississement qui, en somme, appartient tout aussi bien à l'autre branche, est un premier renflement du corps de l'équerre, FIG. **28**, SCHÉM. **2** et **3**; un peu sous lui, on voit un second renflement. Ces deux premiers renflements constitueront le cou. Enfin, un troisième renflement, un peu plus indépendant, est rattaché aux deux premiers par une partie plus étranglée, le cou : c'est le futur anneau, SCHÉM. **2** et **3**.

Déjà dans la deutérospermatide, on voit une substance hyaline, *v*, FIG. **28**, **32**, **34** et **38**, d'un côté le long du filament axil. Elle part de la lumière de l'anneau; à peu de distance de lui, elle se réunit en une vacuole que le filament axil contourne, puis elle longe de nouveau celui-ci. C'est le début du premier revêtement que se fait le filament axil. Étant données les particularités de structure à son apparition, son évolution, sa durée (voir, pour plus de détails, l'explication des planches), il semble provenir de l'équerre et par elle peut-être du noyau (voir l'explication de la FIG. **32**).

Dans la protospermie, FIG. **32-34**, le noyau et la manchette s'étalent sur le corps bâtonoïde qui les déprime en gouttière. Dans la deutérospermie, le corps bâtonoïde s'appuie contre la manchette; celle-ci rencontre en lui un obstacle à l'étirement et se laisse percer par lui, FIG. **43**. Dans le prospermatozoïde, en effet, FIG. **44-46**, le corps bâtonoïde est compris, comme tout le reste du centriole jusqu'à l'anneau, entre les deux feuillets de la manchette.

2. *Constitution intime et détaillée de l'équerre.*

Déjà dans les protospermies, l'équerre commençait à dévoiler la structure compliquée à laquelle elle a abouti dans le prospermatozoïde.

Nous la considérons comme composée d'un corps et de deux branches.

A. Le corps est la partie commune aux deux branches, FIG. **30** et **31**, *cou*; il constituera le cou du spermatozoïde. C'est une pièce conique, dont les contours sont très chromatiques en coupe optique, FIG. **35**, **38**, **41**, **42** et **43**, SCHÉM. **4-6**. C'est la coupe optique des deux bases de ce cône tronqué qui constituaient les deux premiers renflements que nous avons constatés à l'équerre dans la deutérospermatide, FIG. **28**, SCHÉM. **2** et **3**. Ce cou porte, en bas, du côté opposé au corps bâtonoïde un *diverticule* très colorable. A ce corps se rattachent les deux branches.

B. La branche latérale, ou corps bâtonoïde, — la future spirale, — s'attache au cou du côté opposé à celui où se trouve le diverticule. D'abord, elle semble être en continuité avec la partie antérieure du cou seulement, mais le développement ultérieur montre que la base du corps bâtonoïde s'élargit à mesure que le cou croit en longueur. Cet élargissement produit la résolution des deux bords de cette base, dont nous voyons alors nettement les coupes optiques aller rejoindre le haut et le bas du cou, FIG. **45** et suivantes.

C. La branche droite fait le prolongement du cou; elle se constitue d'un cône faisant suite au cou et qui, à sa partie distale et rétrécie, aboutit assez brusquement à un renflement annulaire, dont se dégage le filament axil, FIG. **43-45** et **47**, SCHÉM. **5** et **6**.

3. *Disposition définitive.*

Dans le prospermatozoïde, l'insertion inférieure de la manchette se retrouve à l'anneau dont nous venons de parler. La partie conique faisant suite au cou s'allonge alors considérablement, FIG. **48** et **49**, pour constituer la pièce intercalaire proprement dite; l'anneau s'éloigne de la tête et entraîne avec lui le feuillet interne de la manchette, FIG. **50**. Celle-ci, dont la tension se relâche en même temps, se défait ainsi en feuillet simple entourant tous les produits de l'équerre jusqu'à l'anneau. Ensuite, par rétrécissement, l'anneau prend la même épaisseur que la pièce intercalaire et la queue, FIG. **52** et suivantes; la manchette s'applique intimement à la pièce intercalaire et le corps bâtonoïde, compris entre ces deux, doit nécessairement s'y retrouver. Nous pensons que c'est lui qui donne la spirale apparaissant en ce moment sur la pièce intercalaire, FIG. **53** et **54**. Le cou jusqu'ici était transparent et n'avait de coloré que le diverticule et les coupes optiques des bords, FIG. **33-47**. Dans le spermatozoïde, on le voit subitement traversé, du haut vers le bas, d'un filament coloré qui, arrivé au niveau du diverticule, se bifurque et envoie une branche vers chaque bord de la pièce intercalaire, FIG. **51** et **56**. Vu de côté, sur la tranche, le cou ne laisse apercevoir aucune modification. On a de la sorte la disposition typique décrite par MEVES pour le spermatozoïde de cobaye. De fait, l'apparition de cette structure sur le cou n'est due qu'au corps bâtonoïde qui, en se repliant sur la pièce intercalaire pour s'y enrouler en spirale, profile sur le cou les coupes optiques des bords de sa base élargie et le début

de sa partie plus étroite, FIG. 51-56. Ainsi le filament central et le filament latéral opposé au diverticule correspondent aux deux coupes optiques de la base du corps bâtonoïde, tandis que le filament qui se dirige vers le diverticule du cou est le début du corps bâtonoïde s'enroulant en spirale autour de la pièce intercalaire.

4. *Conclusions.*

Nous pouvons donc dire que le filament axil, le cou du spermatozoïde, ainsi que l'anneau de JENSEN dérivent de l'équerre de la spermatide. Dans notre objet, l'équerre des auxocytes ne se fractionne pas d'abord en deux bâtonnets qui, à leur tour, aboutissent à deux granules (comme cela a été vu, dans la *Blatta germanica*, par WASSILIEF), mais elle donne naissance, au cours des deux cinèses de maturation, à quatre équerres complètes, dont il en échoit une à chaque spermatide. Pendant toute l'évolution de la spermatide, l'équerre, malgré toutes les modifications qu'elle subit, reste une pièce unique. Elle ne se résoud pas en granules, comme le pense MEVES (11). Dès le début, elle est constituée de trois parties : un corps qui donnera le cou avec son diverticule, une branche latérale qui constituera le corps bâtonoïde, et une branche axile qui produit le filament axil et reste en continuité avec lui. La branche axile comprend aussi un anneau, qui sera plus tard l'anneau de JENSEN.

Dans le cours du développement, le corps s'allonge et le diverticule prend l'aspect d'une petite sphère ou granule très colorable. Pour rester en contact avec le cou, la base du corps bâtonoïde s'élargit beaucoup et dès ce moment semble être bifurquée.

Cette explication simple et bien documentée interprète très aisément toutes les figures, même celles de la plupart des auteurs.

E. La manchette.

1. *Origine et développement.*

C'est vers la fin de la première période que nous observons au noyau les premières modifications qui vont donner lieu à la manchette. La membrane du noyau jusqu'ici était assez épaisse et très chromatique sur toute sa surface; dès maintenant, elle se montre, au contraire, très mince à l'équateur, FIG. 19, *m*, et suivantes; au niveau de cette bande, elle ne prend plus que fort peu ou bien plus du tout la matière colorante. Comme la

calotte supérieure du noyau se rétrécit un peu au-dessus de cette bande, la partie chromatique de la membrane du noyau s'infléchit vers l'extérieur, tout en devenant plus ténue, FIG. **21**, **22** et **23**. Vue de face, cette incurvation produit au-dessus de la bande claire un cercle noir autour du noyau; nous l'appelons la ligne équatoriale, FIG. **24**. Dans les endroits favorables, on perçoit que cette partie chromatique incurvée de la membrane nucléaire chromatique se continue dans la bande hyaline avec une membrane fine qui fait bourrelet autour du noyau, FIG. **20** et suivantes. Ce bourrelet contient une substance fluide et est bordé d'une membrane très peu différentiée; nous sommes en présence d'un organe en formation. L'excroissance prend parfois des aspects écumeux, FIG. **25** et **26**, soit à cause de l'infiltration du liquide hyalin même du noyau, soit grâce à la structure du protoplasme dans lequel elle doit s'insinuer en se développant. Cette irrégularité de formation fait qu'au début la manchette se distingue très peu dans le protoplasme. Cependant, un observateur averti retrouvera assez bien la partie hyaline en communication avec la ligne équatoriale et faisant tout le tour du noyau, FIG. **27**. Le repli circulaire de la membrane nucléaire descend dans la deutérospermatide le long du noyau, le dépasse et contourne le corps bâtonoïde.

On peut faire deux hypothèses sur la nature du bourrelet qui entoure le noyau à son équateur : 1° ou bien il s'agit bien d'une hernie de la membrane du noyau, 2° ou bien la membrane du noyau disparaît suivant un grand cercle, et une substance hyaline s'épanche en dehors du noyau, il se produit ensuite une membrane limitante qui se met en continuité avec celle du noyau (1). Ces deux hypothèses nous semblent toutes deux nanties d'une certaine probabilité. Nous admettons cependant de préférence qu'il s'agit bien d'une hernie produite par une augmentation de turgescence du noyau agissant sur une partie circulaire très peu résistante de sa membrane.

A l'appui de cette manière de voir, nous présentons les aspects de certains noyaux dérangés de leur place, FIG. **21**, **22**, **23**, ainsi que la FIG. **20**, qui est prise sur un noyau aberrant en retard de développement. Ici la hernie est plus chromatique, parce que le noyau a conservé des dimensions plus faibles. Mais nous retrouvons toutefois dans des noyaux non dérangés de précieuses indications de la continuité de la membrane nucléaire avec

(1) Peut-être cette distinction n'est-elle qu'une question de mots. Tout dépend de la théorie qu'on adopte sur la nature de la membrane nucléaire.

celle de la manchette en formation, FIG. **25**, **26** et **27** (voir explication des planches).

La membrane interne de la manchette est parfois plus chromatique et plus visible que l'autre. On voit déjà cette particularité de très bonne heure, FIG. **27**. C'est même cette membrane interne qui a été considérée jusqu'à présent comme la manchette toute entière, tandis que le feuillet externe a échappé à des observateurs très sagaces. Il est, en effet, d'une observation très délicate, FIG. **27** et **31**.

Il y a lieu ici de rappeler la position du corps chromatoïde sur l'union des deux feuillets du repli manchettaire. A mesure que le repli se forme, il vient en contact avec ce corps et passe outre du côté interne; ce n'est donc que lorsque le repli a obtenu ses dimensions définitives que l'influence du corps chromatoïde pourra se manifester du côté externe du repli et lui communique aussi une plus grande colorabilité, indice probable d'une différentiation plus profonde, FIG. **27**, **30** et **31**.

Dans la protospermie, déjà en FIG. **28**, par suite de la tension longitudinale, les deux feuillets de la manchette s'appliquent l'un contre l'autre; de plus, la sphère, en glissant d'un côté le long de la manchette, puis en s'en détachant, la tiraille de ce côté; l'irrégularité qui en résulte est augmentée par suite du corps bâtonoïde qui, de son côté, force la manchette à s'étaler sur lui et à le contourner. La torsion résultant de ces deux actions latérales engendre des plis longitudinaux dans les membranes de la manchette; et nous ne serions pas étonné que ce seraient ces plis que MEVES, observant les débuts de la manchette en ce moment, aurait pris pour des filaments dont la soudure latérale produira une membrane.

La manchette offre d'ordinaire en coupe optique la figure de deux traits rectilignes partant directement de l'équateur du noyau, FIG. **35**, et qui se perdent dans le protoplasme en se rapprochant. Nous pouvons dire que c'est l'aspect normal de cette partie de la spermie. D'autres fois, quand l'application des deux feuillets est plus intime, les traits sont plus nets et se terminent par un petit bourrelet, FIG. **29**. Celui-ci se montre parfois être la coupe optique d'un anneau qui entoure complétement la queue, FIG. **42**.

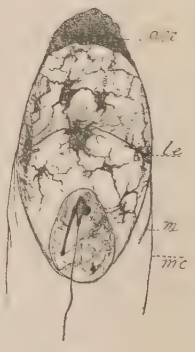
Vers la fin du stade de protospermie et durant tout le stade de deutérospermie, on observe de nouveau nettement les deux feuillets de la manchette, FIG. **37** et suivantes, l'externe s'attachant à l'équateur, l'interne au pôle inférieur du noyau près du centriole.

VON KORFF a plusieurs figures qui semblent, à première vue, ne pas

pouvoir cadrer avec notre interprétation du noyau. Le centriole s'attache non au pôle inférieur du noyau, mais sur le côté et de là part une espèce de fourche dont les branches se dirigent vers le bas du noyau, SCHÉM. 8*a*. Nous croyons que ces aspects du noyau ne sont dus qu'à l'asymétrie de l'attache du centriole au noyau. D'ailleurs, une figure précédente de VON KORFF, reproduite aussi dans le SCHÉM. 8, donne une vue latérale de la tête du spermatozoïde; elle montre que réellement le centriole et le » cône supérieur « du noyau sont reliés par l'» axe principal «. Ce que VON KORFF appelle le » cône inférieur « n'est en réalité que l'hémisphère latéral qui surplombe un espace délimité en haut par sa fourche. Celle-ci, dès lors, n'est que le bord de la dépression du pôle inférieur du noyau. Cet aspect est plus caractéristique dans le *Phalangista vulpina*, parce que l'asymétrie des deux hémisphères y est encore plus marquée que dans notre objet. De plus, cet aspect persiste dans le spermatozoïde achevé, parce que, dans le *Phalangista*, la tête du spermatozoïde n'est pas aplatie et conserve donc une surface basale plus considérable.

SCHÉM. 8.

SCHÉM. 8*a*.



SCHÉM. 8*b*.

Figures reproduites de VON KORFF.

Protospermie vue un peu d'en dessous.

acr. = acrosome. *l. e.* = ligne équatoriale. *m.* = manchette. *m. c.* = membrane cellulaire.

Dans l'écureuil, nous retrouvons un aspect analogue dans la protospermie, SCHÉM. 8*b*. Rappelons la figure asymétrique produite par l'attache unilatérale de l'équerre (voir § 2 de ce chapitre, subdivision A). Tenons compte

ensuite de la gouttière que le corps bâtonoïde produit dans le fond du noyau qui le surplombe (voir D de ce paragraphe, stade de protospermie). Si, à ce moment de son développement, nous observons le noyau un peu d'en dessous, de sorte à avoir le corps bâtonoïde au milieu, nous aurons l'aspect correspondant à la fourche de VON KORFF; c'est-à-dire nous verrons le fond plus ou moins triangulaire du noyau dont les bords sont affinés par la manchette passant au-dessus de lui. L'équerre est à l'angle supérieur de ce triangle, tandis que les deux côtés adjacents sont formés par la manchette qui s'attache au bord du noyau. De plus, nous voyons par cette figure quelle est la cause de la gouttière. Elle provient de l'étirement du noyau suivant l'axe capucho-centriolaire. Cette traction s'applique à l'endroit de l'insertion de la manchette, mais elle se trouve contrecarrée par la résistance du corps bâtonoïde qui détermine dans le noyau une dépression en forme de gouttière. Enfin, ce corps bâtonoïde se projette sur le filament axil et semble se confondre avec lui. Dans nos figures, cet aspect devient moins caractéristique à mesure que la tête s'aplatit.

A propos de la figure de VON KORFF, que nous avons reproduite dans le SCHÉM. **8***a*, nous nous permettons d'appeler l'attention sur la membrane festonnée qui part de la tête et se poursuit jusqu'à l'anneau fermant la pièce intercalaire. Dès que cette membrane paraît, l'auteur ne voit plus la manchette. La suite de cette étude montrera que ce ne peut être que la manchette dépliée et nettement structurée qui produit cette apparence.

2. *Dernières modifications et forme définitive.*

Revenons maintenant à notre manchette.

Dans les deutérospermies, on observe très bien en bas la courbe qui fait l'union des deux feuillets de la manchette, FIG. **29**, **37** et **38**, et les deux insertions de celle-ci se trouvent, à la fin de ce stade, sensiblement au même niveau au bas du noyau, FIG. **42** et suivantes. Nous avons montré, dans l'étude du noyau (**A** de ce paragraphe), que l'insertion extérieure se fait par l'intermédiaire du cercle équatorial; l'insertion interne se retrouve maintenant au centriole. Dans le prospermatozoïde, le cercle cède enfin également à l'étirement; il fléchit, FIG. **44** et **45**, *e*, et ne sera plus dès maintenant que la partie supérieure de la manchette. Entre les deux feuillets de celle-ci se retrouve le corps bâtonoïde, depuis que l'insertion du feuillet interne est descendue jusqu'à l'anneau, FIG. **44-46**. Nous ne savons comment se fait le

déplacement de cette insertion. La membrane de la manchette glisse-t-elle le long du cou? ou bien s'accole-t-elle à l'anneau et se résorbe-t-elle ensuite entre celui-ci et le pôle inférieur du noyau? Nous n'avons pu le déterminer. Le résultat final est en tout cas que la manchette contient tous les produits de l'équerre jusqu'à l'anneau, y compris le corps bâtonoïde. Lorsque la pièce intercalaire du prospermatozoïde s'allonge, l'insertion inférieure de la manchette, qui est à l'anneau, suit cet anneau dans son éloignement du cou, FIG. **48** et **49**. La manchette se dégaîne donc et n'est plus composée dès lors que d'un seul feuillet. Ce feuillet unique représente pour la moitié supérieure le cercle équatorial et le feuillet externe, pour la moitié inférieure le feuillet interne de la manchette primitive.

L'interprétation que nous donnons ici repose sur des figures très démonstratives, FIG. **48** et **49**. Nous ne nous dissimulons cependant pas qu'elle rencontre une objection très grave. En effet, la manchette dégaînée portant l'anneau à sa partie inférieure et composée d'un seul feuillet n'est pas plus longue que la manchette double des stades plus jeunes. Nous ne parvenons à nous rendre compte de ce fait qu'en disant qu'elle doit être revenue sur elle-même, parce qu'elle ne subit plus maintenant la même traction, FIG. **50**. Les plissements que VON KORFF figure à ce que nous croyons être la manchette dans son objet à ce stade (sa figure 24), sont un argument en faveur du relâchement auquel nous faisons allusion ici.

3. *La spirale.*

La plupart des auteurs ont signalé l'existence d'une spirale autour de la pièce intercalaire du spermatozoïde achevé. Il nous a été donné d'apercevoir dans notre objet, FIG. **53** et **54**, assez rarement, il est vrai, une structure analogue, un peu avant que la pièce intercalaire se montre homogène et en tout semblable au reste de la queue. Nous constatons donc une spirale et même son apparition est assez soudaine. Nous croyons qu'elle doit son origine au corps bâtonoïde, qui s'enroule autour de la pièce intercalaire. En faveur de cette interprétation, nous apportons les arguments suivants. Tout d'abord, elle explique la soudaineté avec laquelle apparaît cet élément alors que d'ailleurs aucune autre modification aperçue dans la pièce intercalaire ne nous prépare à son apparition si subite. Nous savons en second lieu très sûrement que le corps bâtonoïde se trouve entre la manchette et la pièce intercalaire; comme ces deux s'appliquent par après intimement, le corps bâtonoïde doit aussi s'appliquer contre la pièce intercalaire. Enfin,

nous avons un indice de cet enroulement dans la structure qui apparaît subitement sur le cou du spermatozoïde, FIG. **51**, **55-57**, et dont nous avons vu l'explication en **D** de ce paragraphe.

Étant donné cet ensemble, nous croyons que le corps bâtonoïde organise la spirale. SCHOENFELD dit qu'il croit avoir vu des aspects de ce genre.

Nous croyons de plus que la manchette sert de support à cette spirale. En faveur de cette hypothèse, nous renvoyons aux FIG. **47** et **49**. On y aperçoit au bout distal du corps bâtonoïde une traînée ou une granulation chromatique qui est due probablement à une soudure de ce bout distal avec un objet contre lequel il bute; cet objet n'est autre que la membrane de la manchette. Nous avons d'ailleurs eu l'occasion d'avoir sous les yeux des figures plus belles pour ce phénomène : les granulations se disposaient régulièrement en cercle autour du bout distal du corps bâtonoïde et recevaient de lui des irradiations chromatiques. On peut aussi se rendre compte d'une diminution de longueur que subit le corps bâtonoïde lors de ces modifications de la manchette et qui serait due à sa soudure progressive. D'ailleurs, déjà BENDA (2) signale une *membrane* spiralée, et le principal argument de MEVES contre cette conception était la disparition de la manchette avant l'apparition de la spirale.

4. *Résumé et conclusions.*

Nous concluons donc en disant que la manchette est un repli circulaire de la membrane du noyau.

Nous constatons en second lieu qu'on ne peut parler d'une chute ou destruction de la manchette. Celle-ci persiste, en effet, entourant la pièce intercalaire et servant probablement aussi de support à la spirale formée par le corps bâtonoïde. En même temps, elle revient sur elle-même par son élasticité et finit par s'appliquer intimement sur la pièce intercalaire. Cette interprétation est très simple. Elle explique non seulement toutes les étapes successives qu'une étude minutieuse de cet organite nous a révélées, mais aussi les nombreux faits déjà ammoncelés par nos prédécesseurs autour de cette question.

Chapitre III.

SYNTHÈSE DES RÉSULTATS.

§ 1. Indication de l'origine de chaque élément du spermatozoïde.

Nous donnons ici comme résumé de cette étude l'analyse du spermatozoïde achevé. Nous y trouvons :

1. Une *tête* aplatie, incurvée, et dont les deux coins inférieurs sont relevés. Le réseau nucléaire du noyau a pâli et est caché dans la colorabilité uniforme de son contenu.

2. Le *capuchon* qui recouvre la moitié supérieure de la tête et continue sa courbure. Il est de coloration plus sombre.

3. Le *cou*, qui se dégage du pôle inférieur du noyau primitif. Ce pôle ressort parfois un peu de l'ouverture laissée par la calotte supérieure rétrécie à sa base. Nous avons suffisamment étudié la structure du cou (chap. II, § 2, D).

4. La *pièce intercalaire* proprement dite qui comprend, à partir de son axe, a) le *filament axil* avec une gaîne de substance colorable; b) la *pièce intercalaire*, produit de la branche droite étirée de l'équerre; c) la *manchette*, provenant de la membrane nucléaire; celle-ci est garnie à son intérieur d'une spirale qui n'est que le corps bâtonoïde, produit de la branche latérale de l'équerre; d) la *membrane cellulaire*, avec un reste de protoplasme.

5. L'*anneau de* Jensen, fermant en bas la pièce intercalaire.

6. A partir de là, on n'a plus que la *queue* entourée peut-être encore jusqu'à une certaine distance d'un reste de protoplasme. Plus loin, elle s'effile en simple *filament axil*.

Tous ces éléments, passé le cou, ne forment dans le spermatozoïde qu'une queue uniforme et sans structure visible.

§ 2. Conclusions neuves les plus importantes de ce mémoire.

1. La disparition du réseau nucléaire de la spermatide dans le spermatozoïde est due probablement à son enrobage dans une substance de colorabilité au moins égale.

2. Le capuchon n'est pas une partie de la sphère; il est organisé par elle sous l'influence du noyau.

3. L'acrosome qui surgit à un moment donné dans le capuchon n'est qu'une apparition transitoire.

4. Les mouvements de la sphère ont une influence prépondérante sur l'orientation de la cellule reproductrice.

5. La sphère se retrouve dans le protoplasme jusqu'à ce qu'elle se sépare du spermatozoïde avec lui.

6. Le centriole sous forme d'équerre se retrouve en double déjà dans les spermatocytes.

7. L'équerre unique qui échoit à la spermatide se retrouve dans le cou et la pièce intercalaire : elle donne le cou, la pièce intercalaire, l'anneau de JENSEN, le filament axil et probablement aussi la spirale du spermatozoïde.

8. La spirale est probablement un produit du corps bâtonoïde, branche latérale de l'équerre; elle se dépose sur la manchette.

9. La manchette est à l'origine une hernie circulaire de la spermatide; elle est primitivement formée d'un feuillet double.

10 La manchette persiste dans le spermatozoïde achevé en feuillet simple. Elle supporte probablement la spirale et entoure la pièce intercalaire.

AUTEURS CITÉS.

1 *Benda* : Neuere Mitteilungen über die Histogenese der Säugetierspermatozoen; Verh. d. physiol. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1896-97.

2 » : Ueber die Entstehung der Spiralfaser des Verbindungstückes der Säugetierspermen; Verh. d. anat. Ges. Kiel, 1898.

3 » : Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertebraten ; Verh. d. phys. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1897-98.

4 *Herman* : Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese; Arch. f. mikr. Anat., Bd 50, 1897.

5 » : Bemerkungen über die chromatoiden Körper der Samenzellen; Anat. Anz., Bd 14.

6 *Korff (von)* : Zur Histogenese der Spermien von Phalangista vulpina; Arch. f. mikr. Anat., Bd 60, 1902.

7 *Lenhossek (von)* : Ueber Spermatogenese bei Säugetieren. Tübingen, 3. April 1897.

8 » : Untersuchungen über Spermatogenese; Arch. f. mikr. Anat., Bd 58, 1898.

9 *Meves* : Zur Entstehung der Achsenfaden menschlicher Spermatozoen; Anat. Anz., Bd 14, 1897.

10 » : Ueber das Verhalten der Centralkörper bei der Histogenese der Samenfaden von Mensch und Ratte; Verh. d. anat. Ges. Kiel, 1898.

11 » : Ueber Strucktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens; Arch. f. mikr. Anat., Bd 58, 1899.

12 » : Strucktur und Histogenese der Spermien; Ergebn. der Anat. und Entwickl., Bd XI, 1901.

13 *Niessing* : Kurze Mitteilung über Spermatogenese; Anat. Anz., Bd 18, 1900.

14 » : Die Betheiligung v. Centr. u. Sph. an Aufbau der Samenfäden der Säugetieren; Arch. f. mikr. Anat., Bd 48.

15 *Schoenfeld* : La spermatogénèse chez le taureau; Bibl. anat., Nancy, 1900.

16 *Moore* : Some points in the spermat. of Mammalian; Intern. Monatschr. f. Anat. und Phys., 11.

17 *Wassilief* : Zur Spermatogenese bei Blatta germanica; Anat. Anz., XXV, N. 11, 1904.

18 *Bardeleben (von)* : Die Entstehung der Samenkörper; Anat. Anz., Bd 11, 1896.

19 » : Ueber Spermatogenese bei Monotremen und Beuteltieren; Verh. d. anat. Ges. Berlin, 1896.

20 *Halkin* : Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du Polystomum integerrimum; Arch. de Biol., XVIII, fasc. II, 1901.

21 *Herman* : Strucktur und Histogenese der Spermatozoen. II; Ergebn. der Anat. und Entwickl., Bd VI, 1896.

22 *Regaud* : Études sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les mammifères; Arch. d'Anat. microsc., t. IV, 1901.

23 *Broman* : Ueber gesetzmässige Bewegungs- und Wachstumserscheinungen (Taxis- und Tropismenformen) der Spermatiden, ihrer Centralkörper, Idiosomen und Kerne; Arch. f. mikr. Anat., Bd 59, 1902.

24 *Grégoire & Wygaerts* : La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques; La Cellule, t. XXI, 1r fasc., 1903.

25 *Berghs* : La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale. I à IV; La Cellule, t. XXI, fasc. 1r et 2d, t. XXII, fasc. 1r (1904-05).

26 *Grégoire* : La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation; La Cellule, t. XXI, fasc. 2d, 1904.

27 *Janssens* : Évolution des auxocytes mâles du Batracoseps attenuatus; La Cellule, t. XXII, 2d fasc., 1905.

28 *Schreiner, A. & K. E.* : Ueber die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. II. Die Centriolen und ihre Vermehrungsweise; Arch. de Biol., t. XXI, fasc. 3 et 4, 1905.

EXPLICATION DES FIGURES.

Les dessins ont été pris à la hauteur de la platine du microscope à l'aide du prisme de Nachet. *Les grossissements obtenus sont avec l'oculaire compensateur* 12 : a) *pour l'apochrom. de* Koristka, 160 *mm.*, 2000 *gross. lin. (A.);* b) *pour le semi-apochrom., dans les mêmes conditions, gross. lin.* = 1800 *(S.) et avec tirage complet du tube, gross. lin.*, 2250 *(S. T.). Les figures non marquées d'une lettre sont prises avec le dispositif A.*

ABRÉVIATIONS.

a.	anneau.	*eq.*	équerre.
acr.	acrosome.	*m.*	manchette.
cap.	capuchon.	*n.*	noyau.
c. b.	corps bâtonoïde.	*p. i.*	pièce intercalaire.
c. chr.	corps chromatoïde.	*r. f.*	restes du fuseau.
c. im.	corpuscule intermédiaire.	*sph.*	sphère.
d.	diverticule.	*v.*	vésicule.
e.	équateur.		

PLANCHE I.

FIG. **1**. Auxocyte au stade synapsis. Il montre, appliqués contre la sphère, deux centrioles en forme d'équerre et disposés parallèlement.

FIG. **2**, **3**. Auxocytes au stade pachytène montrant aussi les deux équerres contre la sphère; celle-ci est plus nettement délimitée.

FIG. **4** Stade plus avancé. On remarque de plus en cette cellule une sphérule très colorable dans le protoplasme et qui est peut-être un commencement de formation du corps chromatoïde. Remarquez aussi l'élément nucléinien poussant une pointe hors du noyau entre les deux équerres.

FIG. **5.** Première cinèse de maturation. On voit l'équerre au pôle du fuseau; d'un côté, elle est nettement au point. La sphérule colorable est aussi présente.

FIG. **6.** Même cinèse, montrant déjà à un pôle l'équerre divisée en deux organites semblables pour la division suivante.

FIG. **7.** Spermatocyte de second ordre. Le noyau se reforme, l'équerre est présente, le corps chromatoïde aussi; la sphère est encore en rapport avec l'anneau intercellulaire.

FIG. **8.** Deuxième cinèse de maturation, montrant l'équerre à chaque pôle du fuseau.

FIG. **9.** Noyaux après le tassement polaire de la deuxième cinèse de maturation et débuts de la reconstitution du noyau. Dans *a*, on voit la masse chromatique plus claire au centre; elle est donc creuse. Dans *b*, on voit le creux encore en communication avec le protoplasme et des restes du fuseau. Dans *b* aussi, on voit nettement l'équerre qui est déjà munie de son filament et est logée près de la membrane. A la limite de la cellule, on voit l'anneau intercellulaire, *c. im.*; reste de l'étranglement du fuseau. Il n'est pas en continuation avec les filaments fusoriaux encore en rapport avec le noyau *b*. Celui-ci a donc éprouvé un mouvement de rotation dans le protoplasme.

FIG. **10.** Spermatide type montrant nettement ses différents éléments : le noyau en reconstitution, le corps chromatoïde, l'équerre, la sphère, qui n'est plus en communication avec l'anneau intercellulaire et ne l'est pas encore avec le noyau.

FIG. **11.** Noyau déjà davantage reconstitué; la nucléine prend une position périphérique. L'équerre est munie d'un filament.

FIG. **12.** Noyaux reconstitués. Équerres munies de leur filament. Sphères en contact avec le noyau et brisant leurs derniers liens avec le corpuscule intercellulaire.

FIG. **13*a*.** Noyaux de spermatide déjà en transformation. La sphère adhère au noyau, ce qui est un début de la formation du capuchon. Le corps chromatoïde et l'équerre ont pris leur position fixe sur le noyau, près de la sphère. Remarquez le long filament dont les équerres sont déjà munies. Observez de plus la forme allongée, arrondie et régulière à la fois du corps chromatoïde.

FIG. **13*b*.** Cette figure représente deux corps chromatoïdes; elle montre comment il est en quelque sorte constitué d'un boyau contourné bordé d'un côté d'une espèce de membrane.

FIG. **14**, *S. T.* Ce noyau nous montre les débuts de la formation du capuchon. C'est le dépôt d'une substance hyaline entre le noyau et le sphère; celle-ci est repoussée du noyau, qui lui-même se laisse déjà un peu déformer par cette substance.

FIG. **15.** Noyau au même stade. Il montre bien l'effort supporté par la sphère de la part du futur capuchon; il montre de plus la nature très chromatique de la surface de contact du capuchon et du noyau.

FIG. **16**. Stade du double hémisphère. Le noyau chromatique est un des hémisphères, le capuchon est l'autre. A la limite des deux, on a le corps chromatoïde projeté ici sur le noyau, et l'équerre à côté de lui. La sphère est étalée sur le capuchon.

FIG. **17**. Même stade. Mais ici on voit tout le pourtour du contact entre le noyau et le capuchon. Le corps chromatoïde se présente sous la forme de plusieurs granules disposés en cercle. Dans le noyau, il y a déjà un ramassement central de nucléine.

FIG. **18**. L'équerre et le corps chromatoïde sont descendus le long du noyau pour prendre une position opposée à celle du capuchon. Celui-ci est caché par la sphère, qui de ce côté-ci tend déjà à se séparer de lui et à descendre aussi le long du noyau. Le ramassement central de la nucléine est déjà très marqué. Remarquez aussi comment la branche libre de l'équerre s'est allongée; la branche courte, par contre, a grossi et semble déjà se scinder transversalement. Notez enfin la position non centrale de l'équerre par rapport à la sphère et son mode d'attache au noyau.

FIG. **19**. Dans cette figure, nous voyons la sphère glisser le long du noyau; le capuchon jusqu'ici hyalin est devenu déjà plus colorable. Le bloc central de nucléine du noyau est net. Le corps chromatoïde est granuleux. L'équerre enfin présente déjà un grand développement de sa branche libre ou corps bâtonoïde et une différentiation plus marquée de sa branche plus courte : le futur cou et la pièce intercalaire; sur la membrane nucléaire, on observe une interruption d'un côté vers le milieu.

FIG. **20**. Noyau retardataire et resté petit; grâce à cette circonstance, on remarque mieux les deux replis latéraux de la membrane nucléaire, *m*, qui font le tour du noyau en réalité et qui donneront la manchette. On observe dans le capuchon un corps très coloré, l'acrosome.

FIG. **21**, *S.*, **22**, *S. T.*, **23**, *S. T.* Trois noyaux dérangés. La sphère va quitter le capuchon. Le dérangement a produit une séparation en quelque sorte de la moitié supérieure et de la moitié inférieure du noyau; grâce à cette séparation, le repli de la membrane nucléaire, qui va donner la manchette, se trouve en un état de tension plus considérable; par suite son contour est plus régulier et on peut le suivre depuis sa dérivation de la calotte supérieure du noyau jusqu'à sa jonction avec la membrane nucléaire de la calotte inférieure. La courbure de la membrane nucléaire à l'endroit où commence la manchette produit un cercle entier autour de l'équateur du noyau. En dessous du plan de ce cercle, le noyau paraît plus hyalin; cet aspect est dû à la présence d'une substance hyaline à ce niveau. Tout autour de la calotte supérieure, à l'intérieur de la membrane nucléaire chromatique, on observe une zone claire.

FIG. **24**. Ce noyau présente une ligne équatoriale très nette. La sphère se sépare du noyau. Dans le capuchon, on remarque une substance plus sombre contre le noyau, c'est l'acrosome.

FIG. **25**, *S. T.*, **26**, *S. T.* Deux dessins d'un même noyau : le premier vers le milieu, le second plus superficiel. Cette particularité nous montre nettement la genèse de la manchette. L'acrosome est devenu volumineux. Le capuchon entoure le noyau jusqu'à l'équateur et y repose sur la boursouflure manchettaire. Celle-ci est très irrégulière et vacuolaire; on suit son contour entier grâce au jeu du diaphragme et de la lumière oblique. Dans la FIG. **26**, qui est la vue superficielle, on aperçoit mieux l'aspect vacuolaire de la manchette au début; de même, on y voit la continuation de la boursouflure avec la bande hyaline sous la ligne équatoriale.

FIG. **27**, *S. T.* Dans cette figure, on remarque déjà une différentiation assez avancée du cou, c'est-à-dire d'une partie de l'équerre. On aperçoit la manchete délimitée en haut par la ligne équatoriale, le long du noyau présentant un aspect hyalin. La formation s'étale d'un côté par dessus le corps bâtonoïde. Remarquez ici comment la membrane interne de la manchette est chromatique; l'examen superficiel ne montre que ces deux traits; ce n'est que grâce à la lumière oblique qu'on décèle leur continuité avec le contour d'une substance hyaline remontant jusqu'à l'équateur. Le corps bâtonoïde est figuré au même niveau que la manchette. Il semble pénétrer entre les deux feulllets de cette dernière. En réalité, le feuillet interne contourne le corps bâtonoïde. On n'a pas figuré ce détail pour ne pas compliquer la figure.

PLANCHE II.

FIG. **28**. L'apparente résolution équatoriale de la membrane nucléaire est visible ici. Les deux membranes de la manchette sont en ce moment très chromatiques. On ne peut voir ni leurs rapports avec la ligne équatoriale, ni leur continuité du côté distal. Observez le défoncement du noyau par l'insertion de l'équerre.

FIG. **29**, *S.* Noyau vu un peu d'au-dessus; l'acrosome est très colorable. On voit la continuation de la ligne équatoriale avec la manchette. De plus, à celle-ci on observe d'un côté le double repli et en bas le bouton marquant l'arc de jonction des deux replis. Du côté droit, on voit l'arc en œillet, parce que les deux membranes s'appliquent de nouveau plus haut.

FIG. **30**, *S. T.* On voit ici également d'un côté la continuité des deux feuillets de la manchette L'acrosome n'a pas encore envahi tout le capuchon. Remarquez le corps chromatoïde près du bord inférieur de la manchette.

FIG. **31**. Le noyau commence à s'allonger par suite de l'étirement qu'il subit depuis que la sphère a émigré du côté libre du protoplasme. L'équerre est déjà très différentiée.

FIG. **32**. Noyaux jumeaux et déjà très allongés dont les équerres ont produit un anneau commun. A cet anneau se voit comme une vacuole qui semble sortir de lui. Cette figure explique ce que l'on aperçoit déjà à la FIG. **28**, c'est-à-dire le

long du filament on voit un liquide hyalin qui par endroit se réunit en goutte, puis continue de nouveau en traînée le long du filament. Ce liquide semble donc sortir du cou, que nous verrons être en réalité un organe creux. Il sert à habiller le filament axil sur une grande partie de sa longueur et à en faire la queue proprement dite. On voit aussi le liquide et la vacuole dans les FIG. **34**, **35**, **38** et **41**. A un stade plus avancé, on ne les voit plus, mais par contre, au lieu d'avoir un fin filament axil, nous observons une queue plus épaisse. C'est probablement que le liquide lui-même qui entoure le filament est devenu colorable.

FIG. **33**. Noyau très allongé. A ce stade, le capuchon est plutôt moins colorable que les prolongements des cellules de SERTOLI, dans lesquels il est fixé ; l'acrosome ne se voit plus.

La nucléine est franchement ramassée en une masse centrale. En ce moment, le noyau s'est déjà assez bien aplati ; la figure nous offre sa plus large surface. On remarque comment il y a du côté du corps bâtonoïde une calotte plus grande du noyau, qui s'étale à la suite de la manchette sur le corps bâtonoïde. A ce niveau, le noyau se laisse déprimer par lui en gouttière. Cette particularité n'a pu être rendue par le dessin.

L'équerre est déjà nettement différentiée en cou, corps cylindrique dont nous voyons la coupe optique. A ce cou se rattachent d'un côté le corps bâtonoïde, et de l'autre, par une substance plus étroite et moins colorable, un renflement annulaire dont sort le filament axil.

FIG. **34**. Stade analogue, mais la figure montre mieux le contour bosselé et irrégulier du noyau ; de plus, on aperçoit la limite inférieure de la manchette en cercle entourant la queue.

FIG. **35**. Dans cette figure, on remarque d'abord que le capuchon a repris une colorabilité intense ; même le liquide nucléaire devient colorable. L'étirement plus prononcé du noyau permet de voir nettement l'insertion extérieure de la manchette à l'équateur du noyau. Par contre, le feuillet interne ne se voit pas ici.

FIG. **36**, *S. T.* Le ramassement nucléaire central commence à s'apercevoir plus diffusément au milieu du liquide nucléaire colorable aussi. La ligne équatoriale est très marquée. La partie sous-jacente du noyau est étriquée et commence à s'enfoncer dans la calotte supérieure qui se creuse pour la recevoir. Le cou est très net ; la coupe optique de la manchette se terminant en bourrelet indique l'existence d'un repli double.

FIG. **37**, *S. T.* Les deux parties, — inférieure et supérieure, — du noyau continuent à se compénétrer ; le contour du noyau s'arrondit et se régularise. L'acrosome dans le capuchon se résout. La nucléine devient de plus en plus invisible dans le noyau. Enfin sur cette figure, on suit tout le contour de la manchette depuis l'équateur jusqu'à la membrane interne près du noyau.

FIG. **38**, *S. T.* L'acrosome a disparu ; dans le capuchon, on aperçoit des vacuoles hyalines, venant probablement des cellules de SERTOLI. La pénétration de la partie

inférieure du noyau dans sa calotte supérieure continue; en même temps, le noyau devient de coloration encore plus uniforme et parfois presque transparente. D'un côté, on voit bien les deux feuillets de la manchette.

FIG. **39**. Cette figure rend mieux l'aspect presque transparent du prospermatozoïde en ce moment, empêchant de discerner parfois la limite de la calotte inférieure du noyau; elle montre aussi bien le parallélisme entre le bord inférieur du bloc central de nucléine et le bord supérieur du cou.

FIG. **40**. Montre la deutérospermatide au même stade, mais vue plus de côté et esquissant déjà la courbure qui a permis à MEVES de distinguer à la tête du spermatozoïde achevé une face ventrale et une face dorsale.

FIG. **41**. La compénétration des deux parties du noyau continue. La tête du spermatozoïde gagne en coloration, surtout à sa partie inférieure, où nous avons vu en dernier lieu la masse nucléinienne, mais les limites de celle-ci ne sont plus perceptibles. L'équateur se resserre un peu et se rapproche du cou. On voit nettement de part et d'autre les deux insertions de la manchette. Le corps bâtonoïde commence à passer à travers la membrane interne.

Le capuchon non marqué ici est transparent, comme dans la figure suivante.

FIG. **42**. La compénétration des deux parties du noyau est achevée; le contour extérieur actuel est formé par l'ancienne calotte supérieure. Dans le rétrécissement du noyau à son équateur pour former le pôle inférieur actuel, la ligne équatoriale n'a pas suivi complétement; elle persiste et on voit sa coupe optique très chromatique du côté droit. Ce cercle équatorial, qui est d'origine membraneuse, s'est écarté du noyau, et celui-ci a donc à l'intérieur de cette première membrane une membrane nucléaire nouvelle, dont nous avons vu commencer la différentiation dans les FIG. **21** et **22**. On voit dans la manchette la coupe optique de plis longitudinaux occasionnés par le corps bâtonoïde. On voit aussi tout le bord inférieur de la manchette, *m*, entourant la queue. Remarquez, près de la sphère, l'amas de granules, qu'est devenu le corps chromatoïde.

FIG. **43**. Le capuchon redevient colorable, mais est parsemé de vacuoles. Il persiste toujours une zone hyaline au contact du noyau. On voit bien ici l'équateur, *e. e.*, persistant au bas de la tête et donnant attache au feuillet externe de la manchette. Le cou est bien développé. La queue est grosse et on n'y distingue plus le filament axil.

FIG. **44**. Cette tête montre bien tout le contour de la manchette; elle contourne le corps bâtonoïde. Celui-ci a donc pénétré à l'intérieur de la manchette, dont l'insertion inférieure se retrouve en ce moment à l'anneau de la pièce intercalaire.

FIG. **45**. Le capuchon est énorme, colorable et rempli de petites vacuoles; il descend autour de la tête plus bas que le milieu; sa limite y est indiquée par une ligne plus sombre. Au pôle inférieur, on voit de part et d'autre l'équateur ancien,

e. e., faisant saillie et donnant attache au feuillet externe de la manchette. Au cou, on remarque nettement le diverticule qui a paru depuis la FIG. **37**. Du côté opposé, on voit le corps bâtonoïde qui s'attache au cou par une base élargie. A l'anneau, on voit l'insertion inférieure et interne de la manchette.

FIG. **46**. Noyau vu obliquement; mais on y suit bien toute la manchette, depuis le cercle équatorial jusqu'à l'anneau, en contournant le corps bâtonoïde.

FIG. **47**. La tête redevient moins colorable, sans cependant laisser paraître l'élément nucléinien. Le protoplasme se rapproche de nouveau de la tête, le corps bâtonoïde se termine en courbe contre une membrane que l'on ne perçoit pas et qui ne peut être que la manchette. La queue de ce spermatozoïde a été suivie un peu plus loin que dans les autres figures.

FIG. **48**, *S. T.* Les vacuoles du capuchon ont diminué en nombre, mais augmenté en grandeur; elles sont aussi plus diffuses. La pièce intercalaire proprement dite, c'est-à-dire la partie comprise entre le cou et l'anneau, s'étire; l'insertion interne de la manchette accompagne l'anneau.

FIG. **49**, *S. T.* Remarquez le bord chromatique du capuchon; c'est la coupe optique d'une courbure. Ici également, nous observons l'allongement de la pièce intercalaire et le dépliement de la manchette. Remarquez au bout du corps bâtonoïde un point d'adhésion.

FIG. **50**. Spermatozoïde vu sur la tranche, montrant la courbure du capuchon et l'anneau rattaché à la tête par la manchette.

FIG. **51**. L'anneau ici paraît isolé même de la queue. Sur le cou apparaît la structure typique décrite par MEVES. Elle est due au repliement du corps bâtonoïde sur lui, à l'intérieur de la manchette. Voir pour plus de détails au chapitre de l'équerre.

FIG. **52**. Spermatozoïde à tête courbée. L'anneau s'est rétréci et est sur le point de devenir invisible dans l'épaisseur uniforme de la queue et de la pièce intercalaire.

FIG. **53**, *S. T.*, **54**, *S. T.* Structure de la pièce intercalaire que l'on parvient parfois à distinguer. C'est très probablement un épaississement spiralé dû à l'application du corps bâtonoïde et de la manchette sur la pièce intercalaire.

FIG. **55**, **56**, **57**. Spermatozoïdes achevés. On n'y distingue plus que le capuchon, la tête, le cou bien structuré, et enfin une queue homogène. La FIG. **57** donne une vue de côté pour montrer la courbure.

TABLE DES MATIÈRES.

Introduction 7

Conditions de travail 7
a) Matériel. 7
b) Fixation 7
c) Préparation et coloration 7
d) Observation 8

CHAPITRE I.

État de la question.

§ 1. *Les termes de l'évolution.* 9
A. Le spermatozoïde achevé 9
B. La spermatide 9

§ 2. *Les transformations* 9
A. Transformations de chacun des éléments. 9
1. Le noyau 9
2. La sphère et l'acrosome 10
3. La queue 10
4. Le mitochondre et le corps chromatoïde 11
5. La manchette 11
B. Aperçu général et division en périodes 11

CHAPITRE II.

Observations personnelles.

§ 1. *Idée générale de l'évolution* 12
A. Division en périodes basée sur les mouvements de la sphère . . . 12
B. Nomenclature. 13
C. Idée générale des transformations. 14
1. La spermatide. 14
2. L'évolution 15
a) Première période 15
b) Deuxième période 15
c) Troisième période 18
3. Le spermatozoïde 18

§ 2. *Étude détaillée des transformations de chaque élément en particulier* . . . 19
A. Le noyau 19
1. Évolution 19
a) Première période 19
b) Deuxième période 19
2. Observations 21
a) La ligne équatoriale 21
b) L'aspect du noyau 21
B. La sphère et le corps chromatoïde 22
1. La sphère 22
2. Le corps chromatoïde 23
C. Le capuchon céphalique 24
1. Histoire 24
a) Débuts du capuchon 24
b) Modifications. — L'acrosome. 25
2. Théorie du capuchon. 25
a) Origine 25
b) Rôle 26
c) Sort 26
D. Le centriole 27
1. Origine et premiers développements 27
2. Constitution intime et détaillée de l'équerre 29
3. Disposition définitive 30
4. Conclusions 31
E. La manchette. 31
1. Origine et développement 31
2. Dernières modifications et forme définitive 35
3. La spirale 36
4. Résumé et conclusions 37

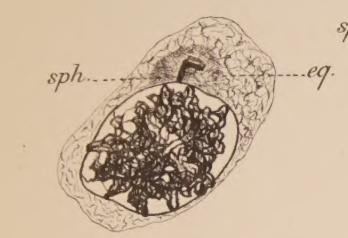
Chapitre III.

Synthèse des résultats.

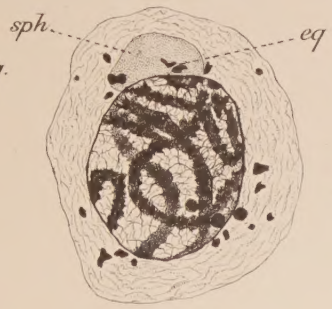
§ 1. *Indication de l'origine de chaque élément du spermatozoïde.* 38
§ 2. *Conclusions neuves les plus importantes de ce mémoire* 38

Auteurs cités 41
Explication des figures 43

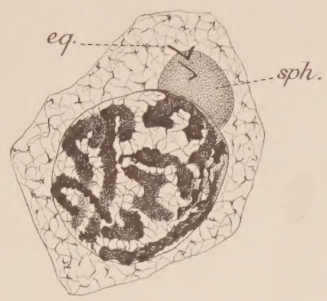
Planche I.



1

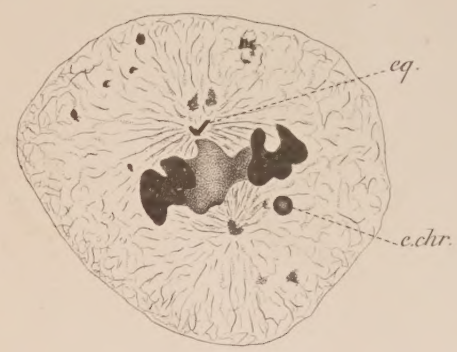


2



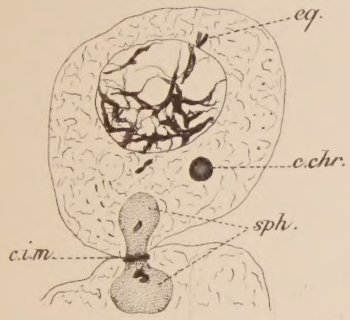
3

4

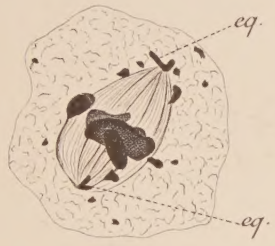


5

6

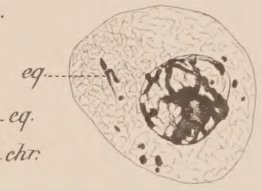


7

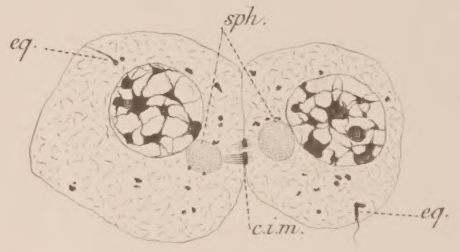


8

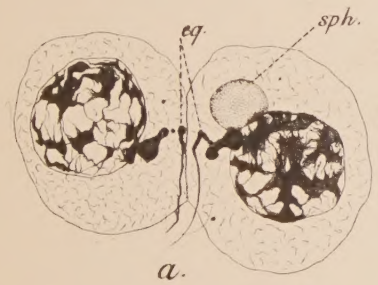
10



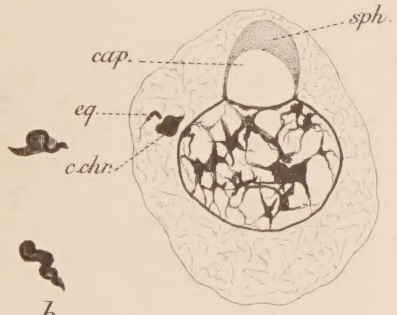
11



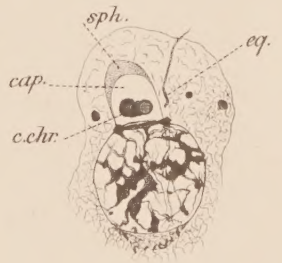
12



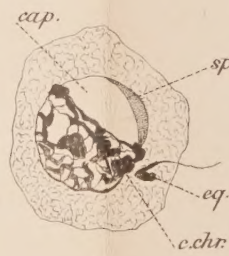
a.
13



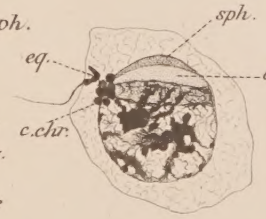
b.
14



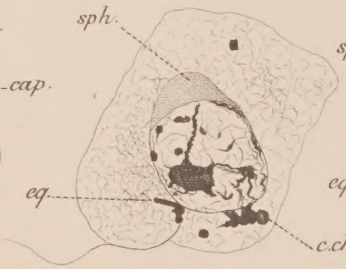
15



16

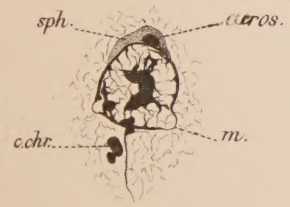


17

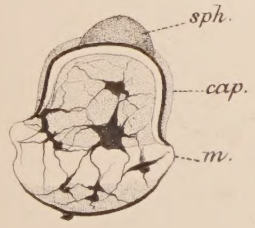


18

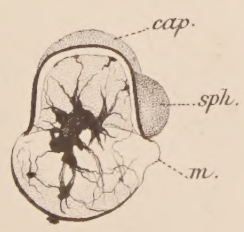
19



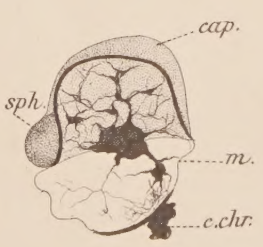
20



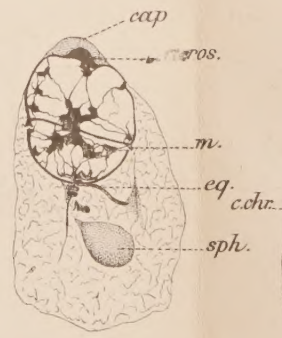
21



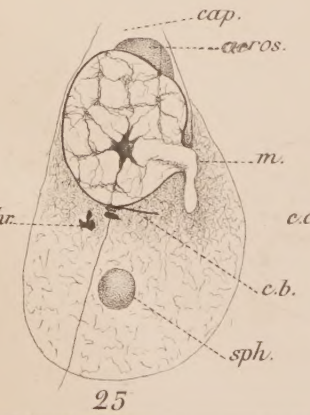
22



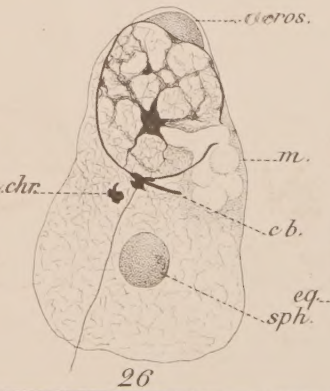
23



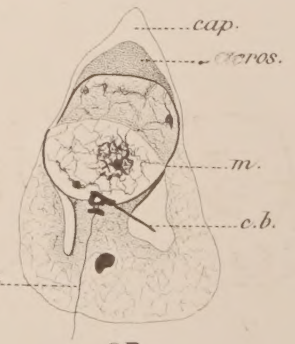
24



25



26

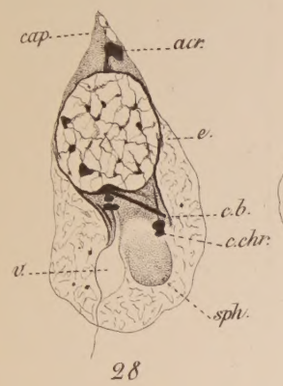


27

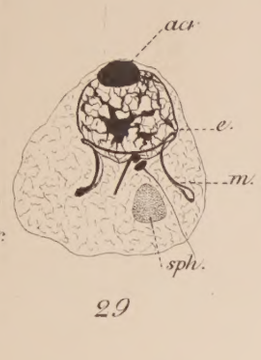
J. Van Mollé ad nat. delin.

Lith. De Tollenaere frères, Brux.

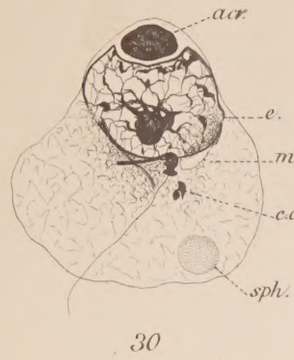
F. Biesemans, Sculp.



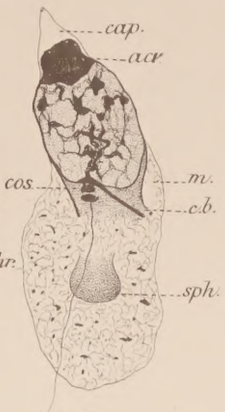
28



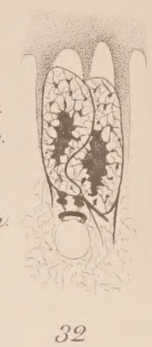
29

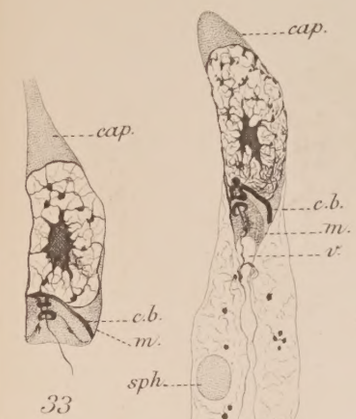


30

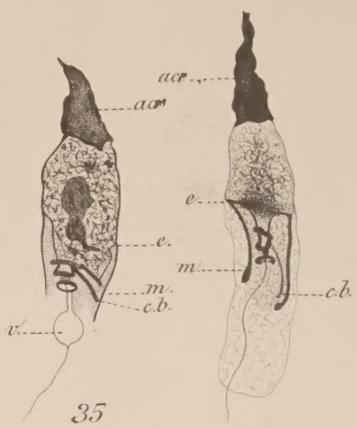


31


32

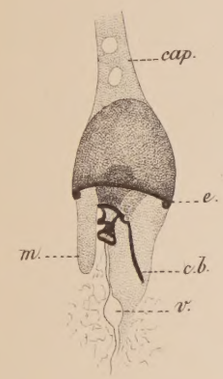


33 34

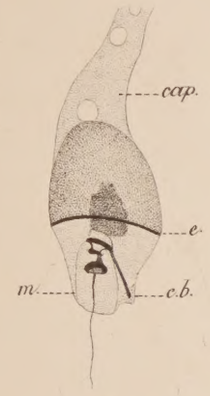


35 36

37



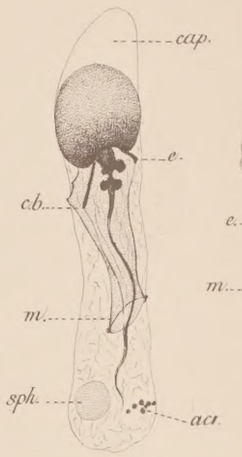
38



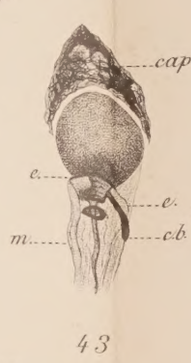
39

40

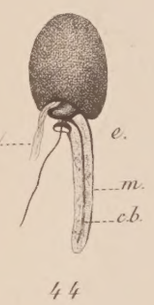
41



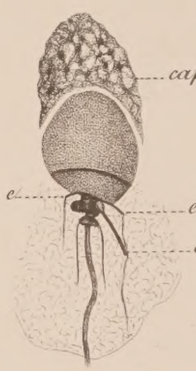
42



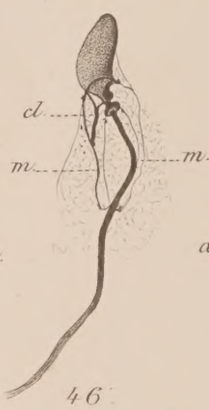
43



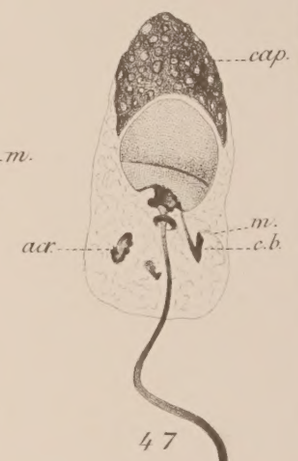
44



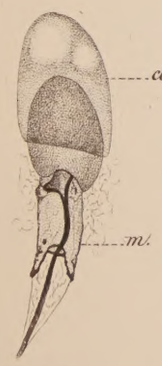
45



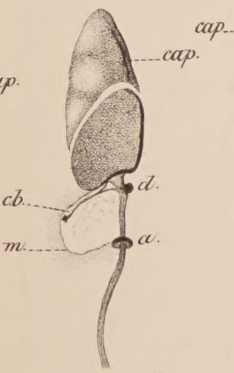
46



47



48

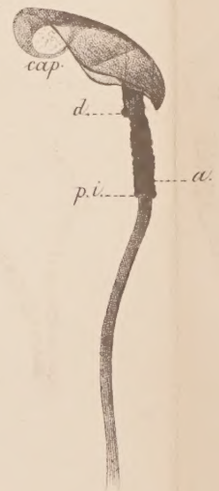


49

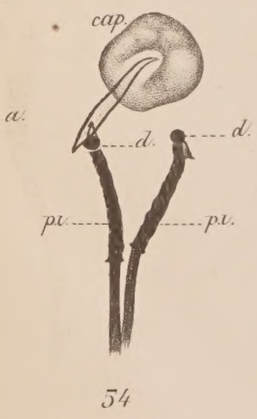
50

51

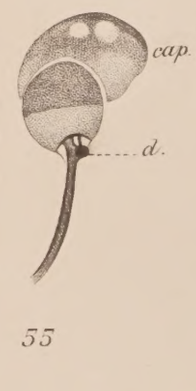
52



53

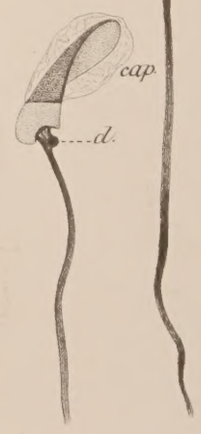


54



55

56



57

J. Van Mollé ad nat. delin.
Lith. De Tollenaere frères, Brux.
F. Biesemans, Sculp.